

Berichte aus dem
Forschungs- und Technologiezentrum Westküste
der Universität Kiel



Nr. 10

Nehls, Georg

**Strategien der Ernährung und ihre Bedeutung
für Energiehaushalt und Ökologie der Eiderente**
(*Somateria mollissima* (L., 1758))

Berichte, Forsch.- u. Technologiezentrum Westküste d. Univ. Kiel,
Nr. 10, 177 S., 62 Abb., 13 Tab., Kiel 1995

ISSN 0940 - 9475

Inhalt

	<u>Seite</u>
1. Zusammenfassung	4
2. Einleitung	8
3. Material und Methoden	12
3.1 Nahrungswahl und Größenselektion	12
3.2 Erstellung von Zeit-/Aktivitätsbudgets im Freiland	13
3.2.1 Scan-Beobachtungen	13
3.2.2 Einzelbeobachtung	14
3.2.3 Telemetrische Untersuchungen	15
3.4 Nahrungsangebot und Zusammensetzung der Nahrung	18
3.5 Messung des Sauerstoffverbrauchs	19
3.6 Bestandserfassungen	20
3.7 Statistische Auswertung	21
4. Vorkommen der Eiderente im Wattenmeer	22
4.1 Allgemeines	22
4.2 Vorkommen im Wattenmeer	22
4.3 Der Königshafen	24
4.4 Die Eiderenten des Königshafens	27
5. Nahrungsaufnahme und Nahrungsausnutzung	30
5.1 Größenselektion	31
5.2 Geschwindigkeit der Nahrungssuche	35
5.3 Bearbeitungszeit für unvertroßte Miesmuscheln	38
5.4 Zusammensetzung der Nahrung	39
5.5 Energetischer Aufwand der Nahrungsverarbeitung	41
5.6 Berechnung der Energieausnutzung	47
5.7 Diskussion	51
5.7.1 Energieausnutzung	52

5.7.2 Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme	56
5.7.3 Effizienz-Maximierung als Strategie	57
5.7.4 Konsequenzen	62
6. Bedeutung der Salzaufnahme für Nahrungswahl und Energiehaushalt	64
6.1 Salzaufnahme im Freiland	65
6.2 Dauer der Salzexkretion im Freiland	66
6.3 Energetische Kosten des Salzumsatzes	67
6.4 Diskussion	69
7. Aktivitäts- und Energiebudget	74
7.1 Allgemeine Aktivitätsmuster	75
7.2 Beobachtungen am Gesamtbestand	77
7.3 Telemetrische Untersuchung der Tauchaktivität	83
7.4 Aktivität individuell markierter Eiderenten	90
7.5 Diskussion	94
7.5.1 Zeitliche Organisation der Nahrungssuche	94
7.5.2 Berechnung eines saisonalen Energiebudgets	100
8. Beziehungen zwischen Entenbeständen und Nahrungsangebot	110
8.1 Fallstudie I: Einfluß der Eiderente auf Muschelbestände im Königshafen	110
8.1.1 Eiderenten: Bestand und Nahrungswahl im Königshafen 1990-92	111
8.1.2 Miesmuscheln: Bestände und Einfluß der Prädation durch Eiderenten	114
8.1.3 Diskussion	117
8.2 Fallstudie II: Beziehungen zwischen Eiderenten und Muschelfischerei	123
8.2.1 Miesmuschelbestände und Muschelfischerei	124
8.2.2 Nutzung der Muschelkulturen durch Eiderenten	127
8.2.3 Diskussion	132
8.3 Fallstudie III: Unterschiedliche Reaktionen mausernder und überwinternder Eiderenten auf Fluktuationen des Nahrungsangebots	136
8.3.1 Bestandsverlauf	136
8.3.2 Raumnutzung	138

8.3.3 Bestandsentwicklung	140
8.3.4 Fluktuationen des Nahrungsangebotes	141
8.3.5 Diskussion	142
9. Synthese: Eiderenten und Muscheln - eine evolutionsbiologische Betrachtung	147
Danksagung	152
10. Abstract	153
11. Literaturverzeichnis	157

1. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit untersucht die energetischen und ökologischen Konsequenzen der Ernährung von Eiderenten (*Somateria mollissima*) mit Mollusken, insbesondere Miesmuscheln (*Mytilus edulis*). Die Arbeit basiert auf respirometrischen Untersuchungen des Energieumsatzes im Labor und Untersuchungen der Nahrungsökologie mit Direktbeobachtungen und Telemetrie im Freiland. Die Freilandarbeiten wurden im Wattenmeer des Königshafens auf der Insel Sylt durchgeführt, wo auch Bestand und Struktur der Miesmuschelbänke, auf denen sich die Eiderenten ernährten, untersucht wurden.

Die Selektion bestimmter Miesmuschelgrößen wurde im Freiland untersucht, indem die von den Enten aufgenommenen Muschelgrößen anhand der unverdaulichen Schalenfragmente berechnet wurden. Eiderenten ernährten sich im Königshafen vor allem mit Miesmuscheln von 30 bis 55mm Länge, die intakt verschluckt werden. Der Vergleich mit den auf den Muschelbänken vorhandenen Muscheln zeigte, daß Eiderenten bestimmte Größen gezielt auswählen. Die Größenselektion war durch saisonale Veränderungen gekennzeichnet: im Frühjahr wählten Eiderenten kleinere Miesmuscheln als im Herbst und Winter. Im Königshafen blieb die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme, gemessen als Aufnahme von Muschelfleisch pro Zeit, im Jahresverlauf und unabhängig von den angewendeten Methoden (Gründeln, Tauchen) bei 0,8 bis 0,9 g AFTG/min konstant.

Ein hoher Anteil der aufgenommenen Energie wird für die Verarbeitung und Verdauung der Nahrung verbraucht. Etwa 14% der aufgenommenen Energie wird für die Verdauung des Muschelfleischs aufgewendet und als Spezifisch Dynamische Wärme freigesetzt. Der energetische Aufwand für die mechanische Verarbeitung der Muschelschalen steigt exponentiell zur Muschellänge an. Mit den verwendeten Miesmuscheln aus dem Königshafen betrug der Energieaufwand für das Schalenknacken bei 30mm etwa 7% und bei 50mm etwa 16% der aufgenommenen Energiemenge. Mit Messungen des Energieumsatzes bei niedrigen Umgebungstemperaturen wurde gezeigt, daß die Spezifisch Dynamische Wärme und der energetische Aufwand für das Schalenknacken einen Beitrag für die Thermoregulation leisten können. Große Muscheln werden dadurch bei niedrigen Temperaturen profitabler, da der energetische Aufwand der Nahrungsverarbeitung für die Thermoregulation genutzt werden kann. Bei niedrigen Wassertemperaturen kann, je nach Fleischgehalt der Muscheln, bis zu 10% der aufgenommenen Energiemenge für die Erwärmung der Nahrung benötigt werden. Der Energiegewinn der Nahrungsaufnahme beträgt im Mittel nur 40-50% der aufgenommenen Energiemenge. Die Energetische Effizienz (Energiegewinn/Energieausgaben) der Ernährung mit Muscheln wurde anhand der gemessenen Werte zur Nahrungsverarbeitung und Literaturdaten über die Kosten von Aktivitäten berechnet. Die Ergebnisse zeigen, daß Eiderenten die Muscheln selektieren, bei denen sie die höchste energetische Effizienz erzielen und

nicht solche, mit denen sie den höchsten Nettogewinn erzielen. Die Bedeutung der Effizienz-Maximierung als Strategie für die Ernährung von Eiderenten wird diskutiert. Es wird angenommen, daß die Maximierung der energetischen Effizienz die günstigere Strategie gegenüber der Maximierung der Aufnahmerate ist, wenn die Ernährung energetisch aufwendig ist, und wenn die Verdauungsgeschwindigkeit die Nahrungsaufnahme begrenzt.

Eiderenten nehmen mit der Nahrung mehr Salz als andere Seevögel auf. Die tägliche Salzaufnahme errechnet sich auf 40 bis 60g. Messungen des Energieumsatzes nach der Aufnahme unterschiedlicher Mengen Salz ergaben energetische Kosten für den Salzumsatz von 1,5 kJ/g Salz. Die Kosten des Salzumsatzes betragen damit 2-3% des Energieumsatzes von Eiderenten. Anhand von Literaturdaten wird errechnet, daß die Kapazität der Salzdrüsen von Eiderenten genügt, um täglich etwa 144g Salz auszuscheiden. Die Bedeutung dieser "Überkapazität" liegt vermutlich darin, daß die Kapazität der Salzexkretion an die Geschwindigkeit der Salzaufnahme angepaßt wird.

Das Verhalten der Eiderenten im Wattenmeer wird durch überlagernde Tages- und Tidenrhythmen bestimmt, die sich saisonal verschieben. Der Tidenrhythmus ist zu allen Jahreszeiten durch eine Bevorzugung des Niedrigwassers für die Nahrungssuche ausgeprägt. Der Tagesrhythmus tritt meist durch eine Bevorzugung der Helligkeitsperiode für die Nahrungssuche in Erscheinung. In der Wintermitte wird jedoch bei Tag und bei Nacht nach Nahrung gesucht. Während der Mauser kommt es für kurze Zeit zu überwiegender Nachtaktivität. Die Nahrungssuche gliedert sich in alternierende Aktivitäts- und Rastperioden. Die Rastperioden werden als obligatorisch eingestuft. Sie dienen der Verarbeitung der aufgenommenen Nahrung. Der tägliche Zeitaufwand für die Nahrungssuche beträgt im Winter etwa 220 Minuten und im Frühsommer (Juni-Juli) etwa 160 Minuten. Für die Zeit der Großgefiedermauser konnte kein Aktivitätsbudget aufgestellt werden, da die Enten dann überwiegend nachtaktiv sind.

Anhand der Daten zur Größenselektion, der Aufnahmerate und dem Aktivitätsbudget wird ein täglicher Energieumsatz der Eiderenten im Winter von 3000 kJ errechnet. Dies entspricht dem 4,3fachen des Grundumsatzes einer Eiderente. Die Hälfte des Energiebudgets entfällt auf den Nahrungserwerb und die Nahrungsverarbeitung. Ein ausgeglichenes Budget kann nur dann erzielt werden, wenn die Wärmeproduktion der Nahrungsverarbeitung für die Thermoregulation genutzt wird. Die Daten weisen darauf hin, daß Eiderenten die Nahrungssuche zeitlich strecken, um die Wärmeausnutzung zu optimieren. Der tägliche Energieumsatz im Frühsommer beträgt dagegen nur 2100 kJ, wovon ein Drittel auf Nahrungserwerb und Nahrungsverarbeitung entfällt. Der relativ hohe saisonale Unterschied im Energiebudget wird durch unterschiedliche Anforderungen durch die klimatischen Bedingungen und durch Veränderungen im Fleischgehalt der Muscheln verursacht. Durch die Mauser wird der Nah-

rungsbedarf der Eiderente kaum erhöht. Die Kosten der Federsynthese werden anhand von Literaturdaten auf 5% des täglichen Energieumsatzes geschätzt.

Die Ergebnisse zum Energiebudget der Eiderente bestätigen die Bedeutung der Effizienz-Maximierung als Strategie der Ernährung. Mit einem täglichen Energieumsatz von 3000kJ sind Eiderenten vermutlich dicht an der Grenze ihrer physiologischen Leistungsfähigkeit. Für sie ist es daher entscheidend, die Ausnutzung der aufgenommenen Energie zu optimieren, da der Energieumsatz nicht mehr gesteigert werden kann. Dies weist zugleich auf eine hohe Bedeutung der Qualität der Muscheln für die Wahl der Nahrungsgebiete der Eiderente hin.

Anhand von drei Fallstudien werden die Beziehungen zwischen den Eiderentenbeständen und ihrem Nahrungsangebot dargestellt. Untersuchungen im Königshafen zeigten, daß die Eiderenten die Dynamik der dortigen Miesmuschelbestände nur wenig beeinflussen. Im Laufe der Untersuchungen wuchs ein Teil der Miesmuscheln, der groß genug war, um die Biomasse der untersuchten Muschelbank konstant zu halten, durch das von den Eiderenten genutzt Größenspektrum hindurch. Zum Ende der Untersuchungen befand sich etwa Dreiviertel der Biomasse in großen Muscheln (> 55mm), die von Eiderenten nicht mehr genutzt wurden. Als Ursachen für den geringen Einfluß der Prädation, der im Gegensatz zu Untersuchungen aus anderen Gebieten steht, werden die hohe Produktivität der Miesmuschelbänke im Königshafen und soziale Interaktionen der Eiderenten diskutiert.

Am Beispiel der Nutzung der Miesmuschelkulturen durch Eiderenten wird dargestellt, wie Eiderenten auf Veränderungen der Qualität und der Quantität des Nahrungsangebotes reagieren. Die Nutzung der Kulturen wird wesentlich durch die Größen der auf ihnen befindlichen Muscheln und den Anteil der Kulturen am Muschelbestand bestimmt. In Jahren mit einem hohen Nahrungsangebot auf den Kulturen halten sich bis zu 60% der überwinternden Eiderenten im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer dort auf, in Jahren mit einem niedrigen Nahrungsangebot dagegen nur 5%. Der Anteil mausernder Eiderenten im Bereich der Muschelkulturen blieb dagegen konstant bei 15%. Für Kulturen im Sylter Wattenmeer konnte die Konsumtion der Eiderenten bilanziert werden. Die Ergebnisse weisen darauf hin, daß die Konsumtion durch Eiderenten durch die Produktion der Muscheln ausgeglichen wurde.

In der dritten Fallstudie wird die Entwicklung der Eiderentenbestände im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer in Bezug zu Veränderungen des Nahrungsangebots von 1987 bis 1994 analysiert. Höhe und räumliche Verteilung der Winterbestände weisen eine klare Beziehung zu Fluktuationen der Muschelbestände auf. Der Winterbestand bewegte sich zwischen 17.000 und 150.000 Eiderenten. Im Gegensatz dazu blieben Höhe und räumliche Verteilung der Mauserbestände konstant und reagierten nicht auf Veränderungen des Nahrungsangebots. Im Mittel mausernten 130.000 Eiderenten im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer. Die unterschiedlichen Reaktionen überwinternder und mausernder Eiderenten auf Fluktuationen des Nahrungsange-

bots werden im Hinblick auf das Energiebudget der Eiderente diskutiert. Es wird angenommen, daß mausernde Eiderenten im Sommer aufgrund günstiger Ernährungsbedingungen und einem gestiegenen Sicherheitsbedürfnis toleranter gegenüber Veränderungen im Nahrungsangebot sind.

In der Synthese wird die Anpassung der Eiderente an die Ernährung mit intakten Muscheln diskutiert. Die energetischen Untersuchungen weisen darauf hin, daß es für eine Meeresente profitabel wäre, große Muscheln von 6 bis 7cm Länge fressen zu können. Da Muscheln dieser Größe oft einen hohen Teil der Biomasse von Muschelpopulationen auf sich vereinigen, würde dies ein weitgehend ungenutztes Nahrungsangebot erschließen. Die Anpassung an die Ernährung mit größeren Muscheln kann nur durch eine Vergrößerung des gesamten Körpers einer Eiderente erfolgen. Dies würde die Flugfähigkeit von Eiderenten jedoch beeinträchtigen und sie möglicherweise in die Flugunfähigkeit führen, da die Flächenbelastung der Flügel überproportional zum Körpergewicht ansteigt. Eiderenten sind die schwersten flugfähigen Meeresenten. Bei den nächstgrößeren Dampfschiffenten, die der Eiderente ökologisch nahe stehen, haben 3 von 4 Arten die Flugfähigkeit vollständig eingebüßt, die vierte Art ist nur bedingt flugfähig. Die Körpergröße der Eiderente stellt somit einen Kompromiß zwischen den gegensätzlichen Anforderungen an die Ernährung mit Muscheln und die Flugfähigkeit dar.

2. Einleitung

Wer an einem warmen Sommertag vom Ufer einer Hallig über das spiegelnde Wasser des Wattenmeeres zu den Schwärmen dahintreibender Eiderenten blickt, ist beeindruckt von dem geruhsamen Leben dieser Vögel. Über Stunden lassen sich die Vögel von den Strömungen verdriften und erreichen ohne erkennbare Anstrengungen Muschelbänke. Gelegentlich tauchen die Enten und kommen mit Muscheln wieder an die Oberfläche. Nach kurzer Nahrungssuche ruhen sie wieder für Stunden. Dies offensichtlich so leichte Leben scheint ihnen im ganzen Jahresverlauf möglich zu sein: Eiderenten gehören zu den wenigen Vogelarten, bei denen echte Alterssterblichkeit auftritt (Coulson 1984). Sie scheinen im Lauf der Evolution ein Stadium erreicht zu haben, in dem sie optimal an ihre Umwelt angepaßt sind. Für den Betrachter ist es kaum vorstellbar, daß sein Blick nur einen Bruchteil eines andauernden Evolutionsprozesses erfassen kann, in dem jede Form des Lebens nur einen Übergang darstellt.

Die Erkenntnis, daß Tiere mehr Nachkommen produzieren als überleben können und sich wiederum fortpflanzen, ist Ausgangspunkt von Darwins Theorie natürlicher Selektion. Die Frage, welches Tier überlebt und reproduziert, entscheidet sich durch die Anpassung eines Tieres an seine Umwelt und durch seine Fähigkeit, mit anderen Individuen um begrenzte Ressourcen zu konkurrieren. Während ihre morphologische und physiologische Anpassung an die Umwelt im Phänotyp festgelegt ist, haben Tiere die Möglichkeit, mit einem oft umfangreichen Repertoire von Verhaltensweisen situationsgerecht zu reagieren. Tiere können zwischen alternativen Verhaltensweisen 'entscheiden', und so ihre Chancen, zu überleben und zu reproduzieren erhöhen (McFarland 1977, Krebs & Kacelnik 1991). Der Mechanismus der Entscheidungsfindung ist für ökologische Untersuchungen dabei weniger interessant als die Bedeutung einzelner Entscheidungen für das Individuum. Die Konsequenzen einzelner Verhaltensmuster für die Fitneß lassen sich im allgemeinen nicht direkt messen. Da jedoch alle Verhaltensweisen mit einem Zeit- und Energieaufwand verbunden sind, kann man Kosten und Nutzen ermitteln und vergleichen. Dies ermöglicht für einzelne Verhaltensweisen, wie etwa unterschiedliche Strategien des Nahrungserwerbs, Optimierungsmodelle aufzustellen und zu überprüfen. Eine derartige ökonomische Betrachtungsweise kann die Selektionsmechanismen verdeutlichen und wesentlich zum Verständnis der Anpassung von Tieren an ihre Umwelt beitragen (Parker & Maynard Smith 1990).

Die vorliegende Arbeit untersucht die energetischen und ökologischen Konsequenzen der Ernährung von Eiderenten (*Somateria mollissima*) mit Mollusken, insbesondere Miesmuscheln (*Mytilus edulis*). Eiderenten sind Bewohner arktischer und borealer Küsten. Sie sind die größten und häufigsten Meeresenten und zirkumpolar mit 6 Unterarten verbreitet (Bauer & Glutz 1969, Cramp & Simmons 1977). Ihre weitgehende Beschränkung auf arktische und boreale Küsten, die sie mit den anderen großen Meeresenten teilt, entspricht dem im Vergleich zu gemäßigten und tropischen Breiten größeren Anteil des Zoobenthos am Energiefluß der marinen Ökosysteme

(Hopner Petersen 1984), an dem Eiderenten teilhaben. Eiderenten ernähren sich überwiegend von Mollusken, die meist tauchend bis zu 35 m Wassertiefe (Brun 1970) erbeutet werden. Die Miesmuschel ist in vielen Bereichen die wichtigste Nahrungsart.

Mollusken spielen in vielen Ökosystemen flacher Küsten eine zentrale Rolle. Sie vereinigen häufig einen Großteil der benthischen Biomasse auf sich und halten so eine wichtige Position im Energiefluß durch marine Ökosysteme (Gosling 1992, Dame 1993). Durch die Akkumulation hoher Biomassen in Muschelbänken und den relativ hohen Individuengrößen bieten sie zugleich ein attraktives Nahrungsangebot für die Tiere, die in der Lage sind, ihre harten Schalen zu überwinden. Im Lauf der Evolution hat ein steigender Anteil Mollusken harte Schalen entwickelt, die von potentiellen Prädatoren spezielle Anpassungen verlangen (Vermeij 1987). Vögel haben sehr unterschiedliche Techniken entwickelt, um an das Fleisch zwischen den Schalen zu gelangen. Austernfischer (*Haematopus ostralegus*) stemmen ihren Schnabel zwischen die Schalenhälften oder meißeln die Schalen an dünnen Stellen auf, wobei sie sich auf jeweils eine Methode spezialisieren (z.B. Zwarts et al. im Druck). Krähen (*Corvus* sp.) und Möwen (*Larus* sp.) werfen große Muscheln aus dem Flug auf harten Untergrund und nehmen das Fleisch aus den zerspringenden Schalen (Zwarts & Drent 1981, Stock et al. 1989). Meeresenten, Tauchenten und einige Limikolenarten verschlucken Mollusken jedoch intakt und zermahlen die Schalen in ihrem Muskelmagen. Diese Art der Ernährung läßt einen hohen Energieaufwand erwarten.

Eiderenten nehmen Miesmuscheln von wenigen Millimetern bis zu 8cm Länge auf und decken so das weiteste Größenspektrum muschelfressender Vögel ab (Madsen 1954). Zwei Untersuchungen, in denen das Größenspektrum der vorhandenen Muscheln mit den gefressenen verglichen wurde, zeigten, daß Eiderenten bestimmte Größen selektieren, wenn ein ausreichend breites Nahrungsangebot vorhanden ist (Nehls 1991, Meißner 1992). Während die meisten Untersuchungen die Profitabilität unterschiedlicher Nahrungsobjekte als Energieaufnahme pro Zeit messen (s. Stephens & Krebs 1986), wird in dieser Arbeit der Energiegewinn dem Energieaufwand gegenübergestellt. Der energetische Ansatz ist zum einen der direktere Weg und sollte, angesichts hoher Unterschiede in Fleischgehalt und Schalenstärke, ein besseres Maß für die Profitabilität der Muscheln sein. Der Energiehaushalt ist zudem zentraler Bestandteil der Lebensgeschichte von Vögeln und spiegelt ihre Lebensumstände wider. Der Grundumsatz (Basal metabolic rate) eines Vogel wird positiv von dessen täglichen Energieumsatz beeinflusst (Daan et al. 1990), was bedeutet, daß morphologische und physiologische Anpassungen an hohe Leistungen zu einem dauerhaft höheren Energieumsatz führen. Dementsprechend ist der Grundumsatz von Vögeln in kalten Klimaten (Weathers 1979) und bei Arten mit einem aufwendigen Lebensstil erhöht (Kersten & Piersma 1987, Birt-Friesen et al. 1989).

Vögel können eine Leistung von mehr als dem Vier- bis Fünffachen des Grundumsatzes nicht langfristig aufrecht erhalten (Drent & Daan 1980, Kirkwood 1983, Peterson et al. 1990). Zugleich stellt die maximale Leistung, die ein Vogel dauerhaft erbringen kann, nicht die optimale Arbeitsweise dar. Während zwischenartliche Vergleiche keinen Einfluß des Energieumsatzes auf Reproduktion und Lebensdauer von Vögeln erbrachten (Trevelyan et al. 1990), zeigten innerartliche Vergleiche, daß energetische Höchstleistungen den zukünftigen Reproduktionserfolg und die Lebensdauer von Vögeln negativ beeinflussen können (Dijkstra et al. 1990). Dem entspricht das Verhalten von vielen Vögeln im Winter, die bei ansteigenden thermostatischen Kosten energieaufwendige Aktivitäten reduzieren und so saisonale Schwankungen des Energiehaushalts verringern (z.B. Mugaas & King 1981, Bryant & Tattner 1988, Masman et al. 1988, Lill 1991). Vögel stellen die Nahrungssuche mitunter ganz ein, wenn es vorteilhafter ist, Energie zu sparen als Energie für die Nahrungssuche aufzuwenden (Albright et al. 1983, Brodsky & Weatherhead 1984 und 1985, Morton et al. 1989). Manche Vogelarten durchgehen regelmäßig lange Fastenzeiten, deren Bedeutung darin liegt, Energie zu sparen und keine energetischen Engpässe ausdrücken (King & Murphy 1985, Le Maho et al. 1991). Vögel können ihren Energiehaushalt somit nicht allein dadurch optimieren, daß sie ein ausgeglichenes Budget mit einem möglichst hohen Anteil für Aktivität und reproduktive Leistungen erzielen, sondern auch wesentlich dadurch, daß sie den täglichen Energieumsatz niedrig halten.

Die Ernährung mit ganzschaligen Mollusken birgt in dieser Hinsicht unterschiedliche Anforderungen und Probleme. Auf der einen Seite steigt der Fleischgehalt von Muscheln exponentiell zu ihrer Länge an, und häufig liegt ein großer Teil der Biomasse einer Population in adulten und großen Individuen (Seed & Suchanek 1992). Auf der anderen Seite steigt die Stärke der Muschelschalen, und damit der Aufwand sie zu knacken, ebenfalls exponentiell zu ihrer Länge an (z.B. Norton-Griffiths 1967). Auch wenn der Energiegewinn den Aufwand, große Muscheln zu fressen, möglicherweise rechtfertigt, ist zu beachten, daß der steigende energetische Aufwand weitere physiologische und morphologische Anpassungen erfordert. Die Ernährung mit großen Muscheln muß daher Auswirkungen auf den gesamten Lebensstil einer Art haben. Dies ist das Thema der vorliegenden Untersuchung.

Ziel dieser Arbeit ist es, die Ökonomie der Ernährung mit ganzschaligen Mollusken und ihre Bedeutung für den Energiehaushalt der Eiderente und für die Beziehungen zwischen Eiderentenbeständen und ihrem Nahrungsangebot darzustellen. Dazu wird in drei Schritten vorgegangen: Zunächst wird die Nahrungswahl und die energetische Ausnutzung der Nahrung behandelt, danach wird die tägliche Nahrungsaufnahme über ein Aktivitätsbudget quantifiziert und schließlich werden Einfluß der Eiderente auf Muschelbestände und Auswirkungen von Schwankungen des Nahrungsangebotes auf die Eiderentenbestände untersucht.

Die Ergebnisse dieser Arbeit basieren auf sehr unterschiedlichen methodischen Ansätzen aus Labor und Freiland. Während ein Teil der gestellten Fragen zum Energiehaushalt durch direkte Messung des Sauerstoffverbrauchs beantwortet werden müssen, ist es für die Beantwortung der ökologischen Fragen unerlässlich, die Lebensweise der Eiderente im Freiland durch Verhaltensbeobachtungen zu beschreiben. Eine wachsende Zahl Untersuchungen zeigen, daß diese Methoden miteinander kompatibel sind und in der Kombination wesentlich zur Beantwortung öko-physiologischer Fragen beitragen können (Weathers et al. 1984, Buttemer et al. 1986, Goldstein 1988).

3. Material und Methoden

3.1 Nahrungswahl und Größenselektion

Im Königshafen auf der Insel Sylt wurde untersucht, wovon sich Eiderenten ernähren und wie groß die aufgenommenen Muscheln sind. Die Zusammensetzung der Nahrung wurde anhand der unverdaulichen Bestandteile der Beutetiere bestimmt, die im Kot der Enten gefunden wurden (s.a. Nehls 1991). Die Nahrung der Eiderente enthält nur wenige Tiergruppen ohne auffällige Hartteile, wie Seesterne, Borstenwürmer und Fische, die im Kot übersehen werden können. Dies wurde durch Direktbeobachtung nahrungssuchender Eiderenten und durch Untersuchungen des Kots unter Binokular und Mikroskop kontrolliert.

Für die Berechnung der Längen von Miesmuscheln, die im Königshafen die wichtigste Nahrungsgrundlage bilden, wurden die Schalenfragmente aus dem Kot der Eiderenten gesiebt und die Schüssler aussortiert. Anhand von intakten Miesmuscheln aus dem Königshafen wurde eine Eichkurve erstellt, mit der die Muschellänge über die Umbodicke berechnet werden kann (Abb. 3.1). Die Muschellängen wurden während der Feldarbeiten von 1990 bis 1994 laufend (zwei- bis vierwöchentlich) bestimmt, damit den jeweiligen Aktivitätsuntersuchungen aktuelle Daten zur Nahrungsaufnahme zugeordnet werden können.

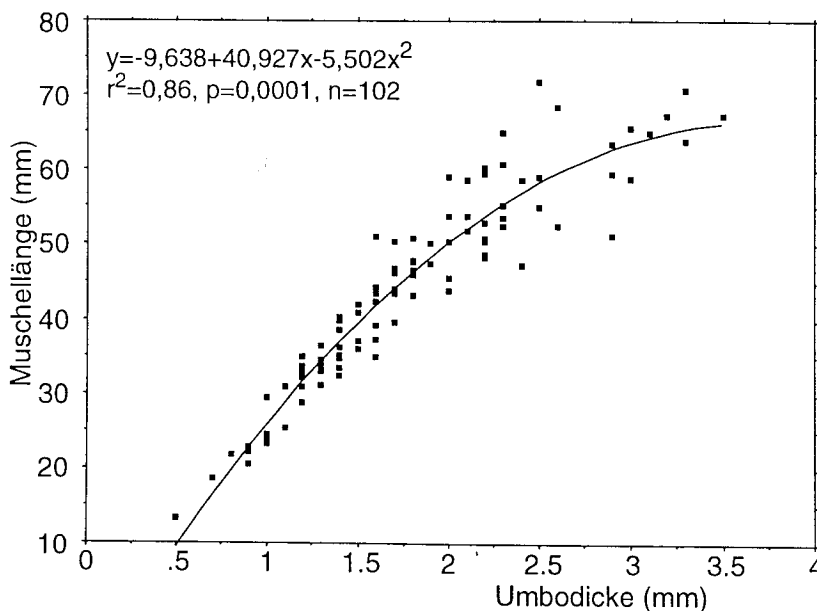


Abb. 3.1: Regression der Umbodicke zur Länge von Miesmuscheln aus dem Königshafen.

Fig. 3.1: Regression of the thickness of the umbo to total mussel length from the Königshafen.

Die Wahl bestimmter Muschelgrößen wurde mit dem Nahrungsangebot im Freiland verglichen. Als Maß für die Selektivität wird der Selektionsindex (D) nach Jacobs

(1974) verwendet:

$$D=r-p/(r+p-2rp),$$

bei dem r der Anteil einer Größe in der Nahrung und p der Anteil dieser Größe im Nahrungsangebot ist.

3.2 Erstellung von Zeit-/Aktivitäts-Budgets im Freiland

Zeit-Aktivitätsbudgets wurden mit drei unterschiedlichen Methoden erstellt: (1) Scan-Beobachtungen, bei denen in regelmäßigen Abständen der Anteil nahrungssuchender Eiderenten geschätzt wurde, (2) Einzelbeobachtungen individuell gekennzeichnete Individuen und (3) telemetrische Messung der Tauchaktivität. Der größte Teil der Beobachtungen im Königshafen erfolgte von dem Beobachtungsturm auf der Insel Uthörn, auf dem sich auch die Telemetriestation befand. Im Sommer 1993 wurden die Eiderenten von einem Turm auf der Muschelbank östlich Uthörns beobachtet.

3.2.1. Scan-Beobachtungen

Mit Scan-sampling (s. Altmann 1974, Martin & Bateson 1993) wird das Verhalten von Vogelansammlungen gemessen. Dazu wird in regelmäßigen Abständen das momentane Verhalten einer bestimmten Anzahl Vögel protokolliert. Die Methode ermöglicht, das Verhalten von Vögeln auch in großen Ansammlungen zu quantifizieren; Verhaltenssequenzen und individuelle Strategien werden jedoch nicht erfaßt. Für die Untersuchungen im Königshafen wurde die Methode so geändert, daß bei jedem Scan der Gesamtbestand der anwesenden Eiderenten (500-5000 Exemplare) erfaßt wurde. In 15- oder 30-minütigen Abständen wurden die Aktivitäten Rasten, Tauchen und Gründeln protokolliert. Auf eine stichprobenartige Erfassung dieser Verhaltensweisen wurde zugunsten von Untersuchungen am Gesamtbestand verzichtet, da Rast- und Nahrungsgebiete der Eiderenten meist getrennt sind. Wird das Verhalten der Eiderenten nur in einem Teil des Gebietes bestimmt, etwa im Bereich der Muschelbänke, können keine repräsentativen Ergebnisse erwartet werden.

Bei der Erfassung tauchender Eiderenten, die dem Beobachter während des Tauchganges ja nicht sichtbar sind, wurden Teile der einzelnen Schwärme anhand der Bewegungen ab- und auftauchender Enten als aktiv oder inaktiv eingestuft. Die räumli-

che Trennung von Nahrungs- und Rastgebieten erleichterte diese Vorgehensweise.

Insgesamt wurden 2033 Scans durchgeführt, was einer Beobachtungszeit von etwa 700 Stunden entspricht.

3.2.2 Einzelbeobachtung

- Fang und Markierung

Auf dem Hochwasserrastplatz auf der Insel Uthörn wurden Eiderenten mit einem Kanonnennetz (Bub 1969, Swennen 1988) gefangen und mit Gefiederfarbe individuell gekennzeichnet. Für den Fang wurde ein Netz mit 25 x 35 m Größe und 4,5 cm Maschenweite verwendet, das mit 5 Kanonen betrieben wurde. Das Netz wurde von dem Beobachtungsturm auf Uthörn aus elektrisch gezündet und strandabwärts ins Wasser geschossen. Nach dem Fang wurden die Enten sofort aus dem Netz befreit und bis zur Beringung und Markierung in Stoffkäfigen gehalten.

Ein Teil der Männchen wurde mit roter (Rodamin B in Isopropylalkohol) oder gelber (Pikrinsäure in Ethanol) Farbe an Brust und Rücken markiert. Nach dem Färben wurden die Enten in Stoffkäfigen gehalten bis die Farbe getrocknet war. Es wurden Eidererpel in möglichst unterschiedlichen Gefiederstadien ausgewählt, die später individuell erkannt werden konnten. Im Freiland wurden keine Reaktionen anderer Enten auf die Gefiederfärbung festgestellt. Die farbig markierten Individuen mischten sich auf dem Rastplatz und auf den Muschelbänken unter die anderen dort anwesenden Eiderenten. Aggressives Verhalten gegen die markierten Enten wurde nicht beobachtet.

Von 1990 bis 1994 wurden bei 32 Fängen insgesamt 739 Eiderenten auf Uthörn gefangen. 79 der gefangenen Enten wurden farbig markiert und 41 der markierten Individuen konnten anschließend im Königshafen insgesamt 770 Stunden beobachtet werden.

- Verhaltensbeobachtung

Die markierten Enten wurden von den Beobachtungstürmen aus kontinuierlich beobachtet, wenn möglich über ganze Niedrigwasserperioden. Dabei wurde in fünfminütigen Abständen das jeweilige Verhalten der Ente und ihr Aufenthaltsort notiert. Die Nahrungssuche der Enten wurde durchgehend protokolliert (Anfang, Ende, An-

zahl Tauchgänge, Anzahl aufgenommener Muscheln). Folgende Verhaltensweisen wurden unterschieden:

- Rasten: Vogel sitzt ohne Aktivität auf Land oder treibt auf dem Wasser.
- Schlafen: wie rasten, jedoch mit dem Kopf im Gefieder.
- Putzen: alle Formen der Gefiederpflege, einschließlich Baden.
- Schwimmen: aktive Fortbewegung auf dem Wasser oder Halten eines Standorts gegen erkennbare Strömung.
- Gründeln: Nahrungssuche im flachen Wasser, einschließlich der Bearbeitung von Muscheln und kurzen Ortswechseln. Die Nahrungssuche der Eiderente gliedert sich in Aktivitätsperioden von meist 10-20 Minuten, die durch Rastperioden getrennt werden. Als Gründelzeit wurde der Zeitraum von der ersten Gründelbewegung bis zum Ende der Nahrungssuche, meist durch Putzen gekennzeichnet, gewertet. Unterbrechungen von weniger als einer Minute wurden nicht berücksichtigt; längere Unterbrechungen wurden von der Gründelzeit abgezogen.
- Tauchen: Wie beim Gründeln wurde die Dauer einzelner Aktivitätsperioden notiert. Wenn möglich wurden Anzahl und Erfolgsrate der Tauchgänge bestimmt.

Darüberhinaus wurde die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme (Aufnahmerate) von markierten und unmarkierten Einzelvögeln gemessen, wenn diese in der Nähe der Beobachtungstürme nach Nahrung suchten. Dabei wurden die Enten so lange wie möglich (3-15min) verfolgt, die Anzahl aufgenommener Muscheln und die Bearbeitungszeit vom Ergreifen bis zum Verschlucken der Muscheln gestoppt. Bei tauchenden Enten wurde Dauer und Aufbau ganzer Tauchzyklen gemessen, die aus Tauch- und Bearbeitungszeit und einer anschließenden Pause bestehen.

Zusätzlich wurde die Bearbeitungszeit für unvertroßte Miesmuscheln an Eiderenten in Gefangenschaft gemessen. Dazu wurden den Eiderenten lose Miesmuscheln einer Größenklasse angeboten, die einzeln aufgenommen wurden. Es wurde die Zeit vom Ergreifen bis zum Verschlucken der Muschel gestoppt.

3.2.3 Telemetrische Untersuchungen

Die nächtliche Aktivität von Eiderenten läßt sich auch mit hochwertigen optischen Hilfsmitteln nicht erfassen. Die Tauchaktivität wurde daher zusätzlich telemetrisch

erfaßt. Eiderenten wurden dazu mit Sendern versehen und die Tauchaktivität von einer automatischen Registrierstation kontinuierlich aufgezeichnet. Für die Untersuchungen wurden 8g schwere Sender (0,3% des Körpergewichts) verwendet, die mit Bändern auf die mittleren Schwanzfedern geknotet oder, während der Mauser, mit Zweikomponentenkleber (Uhu Sofortfest) auf den Rücken geklebt wurden. Zu Beginn der Untersuchung wurden einmal etwas größere Sender (20g) verwendet, die mit einem Geschirr auf dem Rücken befestigt wurden (s. Kenward 1987). Diese Art der Anbringung bewährte sich jedoch nicht. Die Enten putzten häufig und intensiv an den Bändern und vermieden offensichtlich den Kontakt mit Wasser. Vermutlich beeinträchtigt das Geschirr die Isolierung des Gefieders. Wenn die Sender auf dem Rücken angebracht wurden, putzten sich die Enten vermehrt. Sie suchten jedoch normal grüdelnd und tauchend nach Nahrung. Trottellummen (*Uria aalge*) wurden durch diese Art der Senderbefestigung deutlich beeinträchtigt, während Tordalken (*Alca torda*) nicht auffällig reagierten (Wanless et al. 1988). Die Befestigung der Sender auf den Schwanzfedern verursachte keine erkenntlichen Verhaltensänderungen. Diese Methode ist für Wasservögel am besten geeignet (s.a. Giroux et al. 1990). Beeinträchtigungen der Hydrodynamik, die bei vielen tauchenden Vögeln das zentrale Problem der Markierung darstellen (z.B. Wilson et al. 1986, Culik & Wilson 1991, Culik et al. 1993), sind bei dieser Art der Anbringung bei Eiderenten auszuschließen, da die Sender unter dem Gefieder liegen und nur die Antenne (15cm) einen zusätzlichen Wasserwiderstand bewirkt. Zudem ist die Fortbewegungsgeschwindigkeit bei Eiderenten, die in relativ flachem Wasser auf dem Grund entlangtauchen, gering im Verhältnis zu Vögeln, die unter Wasser Fische jagen.

Es wurden Sender im 150 MHz und 151 MHz Sendebereich verwendet, die von einer automatischen Registrierstation (s. Exo et al. 1992) mit einer omnidirektionalen Antenne empfangen wurden. Um eine genaue Registrierung der Tauchdauer zu ermöglichen, wurden schnell pulsende Sender verwendet. Der Abstand zwischen zwei Signalen betrug etwa 0,7 Sekunden. Für die Registrierung der Tauchgänge wurde der Umstand genutzt, daß der Empfang unterbrochen wird, wenn die Ente taucht. Zu der von der Firma GFT entwickelten Registrierstation wurde von R. Laschefski-Sievers ein Programm geschrieben, das die Zeit notiert, in der ein Sender nicht zu empfangen ist (Fehlzeit). Es ist bei dieser Art der Registrierung wichtig, daß Tauchgänge von anderen Fehlzeiten (z.B. Empfangsstörungen durch Wellengang oder Putzen), die zum 'Verlust' von Signalen führen, unterschieden werden können. Zur Unterscheidung zwischen Tauchgängen und Empfangsstörungen wurden mehrere Sicherungen in das Programm integriert: 1. Für jeden Sender wurde dessen Pulsgeschwindigkeit gemessen und gespeichert, 2. Die Aufzeichnung eines Tauchganges wurde erst dann beendet, wenn vier Signale mit dem entsprechenden Pulsabstand empfangen worden waren (die Zeit wurde nach dem ersten empfangenen Signal berechnet). Dieser Programmteil verhindert, daß einzelne Störsignale die Aufzeichnung von Tauchgängen unterbrechen. 3. Alle (Stör-)Signale, die während eines

Tauchganges empfangen wurden, wurden aufgezeichnet und dem jeweiligen Tauchgang zugeordnet.

Die Sicherungen machen die Registrierung anfälliger, da gerade beim Auftauchen der Enten, wenn die Muscheln bearbeitet werden, leicht einzelne Signale verloren gehen und die Aufzeichnung eines Tauchganges deshalb nicht beendet wird. Sie kennzeichnen aber die Tauchgänge, deren Zeit nicht exakt gemessen wurde und sind so ein Maß für die Qualität der Aufzeichnungen. Dies ist bei Dauerbetrieb der Anlage von äußerster Wichtigkeit, damit Empfangsprobleme, wenn die Ente sich entfernt oder die Frequenz driftet, bei Betrachtung der Daten erkannt werden können. Ein Vergleich zwischen den Aufzeichnungen der Registrierstation und Direktbeobachtung der besenderten Enten ergab eine gute Übereinstimmung (s. Abb. 3.2). Die Tauchzeiten, die von den Direktbeobachtungen abwichen, wurden durch aufgezeichnete Störsignale kenntlich gemacht. In dem dargestellten Beispiel wurden 419 von 421 Tauchgängen aufgezeichnet.

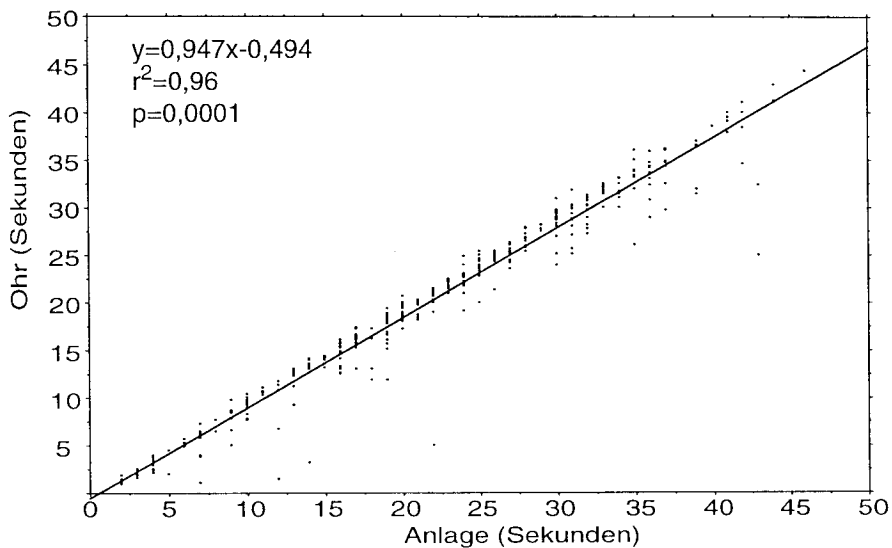


Abb. 3.2: Dauer von Tauchgängen nach Aufzeichnungen der Telemetriestation (Anlage) und nach akustischer Überwachung der Empfangssignale (Ohr).

Fig. 3.2: Duration of dives as obtained from the automatic recording system (Anlage) and and acoustic surveillance of telemetry signals (Ohr).

Mit den verwendeten Sender konnte die Tauchaktivität der Enten bis zu einer Entfernung von 1-2km registriert werden.

Bei Dauerbetrieb der Registrierstation wurde im Mittel etwa eine Fehlzeit pro Minute aufgezeichnet. Zum überwiegenden Teil handelte es sich dabei um kurze Fehlzeiten von wenigen Sekunden. Bei der Auswertung der Daten wurde anhand der Tauchdauer, der Pausenzeit zwischen zwei Tauchgängen, der Anzahl Tauchgänge pro Aktivitätsperiode und der Fehlermeldung der Registrierstation zwischen tatsächli-

chen Tauchgängen und anderen Fehlzeiten unterschieden.

Es wurden insgesamt etwas über 10.000 Tauchgänge aufgezeichnet. Mit der Telemetrie konnten somit Daten gewonnen werden, die bislang noch von keiner anderen Meeres- oder Tauchente vorliegen. 90% der Daten entfallen auf die Monate Januar bis März, der Rest auf Juni bis September. Es soll jedoch nicht verschwiegen werden, daß diese Art der Verhaltensmessung viel Zeit und Material kostet und (zu) häufig ein Glied in der langen Kette von Fang bis Registrierung nicht hält. Es wurden insgesamt 72 Eiderenten besendert, wobei ein Teil der Sender mehrfach verwendet wurde, wenn diese nach dem Abwurf wiedergefunden wurden. Von den besenderten Enten konnten 16 erfolgreich telemetriert werden, wobei 80% der gewonnenen Daten auf 6 Individuen entfallen. Neben technischen Problemen (Sender nicht wasserdicht, Frequenzen nicht stabil, Enten konnten Antenne entfernen, Empfangsstation defekt) traten Verluste vor allem dadurch auf, daß die Enten im Sommer aus dem Gebiet abwanderten oder die Sender rasch im Zuge der Mauser abwarfen. Ein Teil der besenderten Enten suchte zudem außerhalb des Königshafens nach Nahrung und konnte tagsüber nicht empfangen werden. Ein anderer Teil der Enten tauchte im Sommer überhaupt nicht, sondern suchte nur grüdelnd nach Nahrung. Zwei besenderte Enten wurden vom Fuchs geholt, als sie bei Sturmflut zu dicht an bewachsenen Dünen rasteten.

3.3 Nahrungsangebot und Zusammensetzung der Nahrung

Auf der größten Miesmuschelbank wurden regelmäßig Benthosproben genommen und Qualität und Quantität des Nahrungsangebotes bestimmt (s. Abb. 4.4). An vier Stationen wurden meist je vier Proben mit einem Stechkasten mit 500 cm² Fläche genommen. Die Proben wurden in einem Sieb mit 1,5mm Maschenweite gewaschen und die Längen der Miesmuscheln wurden auf einen Millimeter genau vermessen.

Der organische Anteil der Muscheln wurde bestimmt, indem diese drei Tage bei 80°C getrocknet, gewogen und dann sechs Stunden bei 550°C verascht und wieder gewogen wurden. Die Differenz zwischen Trockengewicht und Aschegewicht, das Aschefreie-Trockengewicht (AFTG), ergibt den Anteil organischer Trockensubstanz. Für die Bestimmung des Gesamtgewichts, einschließlich des zwischen den Schalen eingeschlossenen Wassers (Lebendnaßgewicht), wurden Muscheln in einem Eimer Seewasser gehältert und von dort direkt auf die Waage gelegt. Das Schalengewicht (trocken) wurde von frischen Muscheln bestimmt, deren Fleisch nach der von Bossi (1988) empfohlenen Methode entfernt worden war.

3.4 Messung des Sauerstoffverbrauchs

Im Labor wurde der Sauerstoffverbrauch von Eiderenten unter verschiedenen Bedingungen gemessen. Die bei den Experimenten verwendeten Vögel kamen zum Teil aus Gefangenschaftszuchten, zum Teil wurden sie im Königshafen gefangen. Die Experimente zum Salzumsatz wurden mit Gefangenschaftsvögeln durchgeführt, die Experimente zur Verarbeitung von Muscheln nur mit Wildfängen. Die Eiderenten wurden in einer Außenvoliere mit einem mit Salzwasser (ca. 2%) gefüllten Teich gehalten. Die Wildfänge wurden mit Miesmuscheln gefüttert, die Gefangenschaftsvögel mit proteinreichem Pelletfutter (Royal Canin).

Die Messungen erfolgten bei Dunkelheit in Kunststoff- oder Metall-Meßkammern. Verwendet wurden eine 57l Kammer aus Kunststoffrohr und eine 55l Kammer aus Weißblech. Für Messungen bei niedrigen Temperaturen wurde nur die Metallkammer verwendet, die für diesen Zweck in eine Kühltruhe gestellt wurde. Die Temperatur in der Kammer wurde über ein digitales Thermometer überwacht. Die Enten saßen in den Meßkammern auf Plastikwannen, die mit weichem Kunststoffnetz überspannt waren, durch das die Exkremente fallen konnten. Luft wurde mit einem Durchstrom von 450l/Std. durch das System gepumpt. Der Durchstrom wurde mit einem Rotameter überwacht und mit einer Stellschraube reguliert. Die einströmende Luft wurde vor dem Erreichen der Kammer zum Druckausgleich durch einen Ballon geleitet und über Blaugel getrocknet. Die ausströmende Luft wurde wieder über Blaugel getrocknet. Der Sauerstoffgehalt einer Fraktion der ausströmenden Luft wurde in einem Servomex 1100 Sauerstoffanalysator gemessen. Die Daten wurden direkt mit einem Computer gespeichert und auf STPD Bedingungen (Standard for Temperature, Pressure and Dry) korrigiert. Der 100%-Wert des Meßsystems wurde täglich mit Außenluft, der Nullwert alle 14 Tage mit reinem Stickstoff kalibriert.

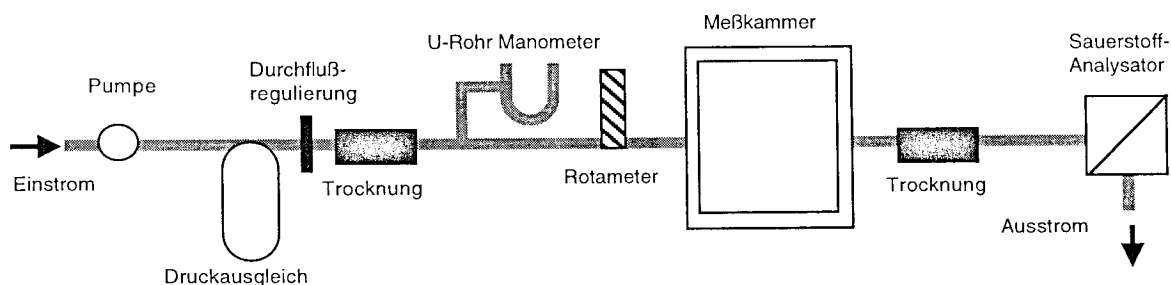


Abb. 3.3: Schematischer Aufbau des Meßsystems.

Fig. 3.3: Schematic outline of the system used to measure oxygen consumption..

Bei den Experimenten wurde so vorgegangen, daß die Enten zunächst mit mehre-

ren Probemessungen an das Labor und die Meßkammern gewöhnt wurden. Die Enten gewöhnten sich sehr rasch an die Prozedur. Während des ersten Probelaufs zeigte häufiges Picken gegen die Kammerwand noch Unruhe an. Bereits im zweiten Probelauf saßen die Enten jedoch meist ruhig in der Kammer. Vor den Messungen wurden die Enten für ein bis zwei Stunden in die Meßkammer gesetzt. Es wurden Experimente mit intakten Miesmuscheln unterschiedlicher Größe aus dem Königshafen, Muschelfleisch, Salzwasser unterschiedlicher Konzentration und isotonischer Salzlösung (als Kontrollexperiment) durchgeführt. Bei den Messungen der Verdauungskosten wurden den Enten vorher vermessene Miesmuscheln in 5mm Größenklassen oder abgewogene Mengen Muschelfleisch vorsichtig in den Schnabel geführt, die dann von den Enten aktiv verschluckt wurden. Bei den Messungen zum Salzumsatz wurde den Enten jeweils 50ml Wasser, in dem unterschiedliche Mengen Salz (maximal 5g) gelöst waren, mit einer Spritze und einem dünnen Silikon Schlauch eingeflößt. Der gesamte Vorgang dauerte jeweils drei bis fünf Minuten.

Zur Berechnung der aufgenommenen Energiemenge wurde ein Teil der Miesmuscheln nach Standardverfahren getrocknet und verascht (s.o.). Bei den Experimenten mit Muschelfleisch wurde jeweils ein Teil des Muschelfleischs getrocknet und verascht.

Für die Untersuchungen wurde eine tierschutzrechtliche Genehmigung vom Minister für Natur, Umwelt und Landesentwicklung des Landes Schleswig-Holstein erteilt. Fang und Entnahme wildlebender Eiderenten wurden vom Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer und vom Landesamt für Naturschutz und Landschaftspflege des Landes Schleswig-Holstein genehmigt.

3.5 Bestandserfassungen

Seit 1986 werden die Eiderentenbestände im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer mit Flugzeugzählungen erfaßt. Ausführliche Angaben zur Methode finden sich in Nehls et al. (1988) und Nehls (1991) und werden hier nur kurz wiedergegeben: Mit einer zweimotorigen Cessna 337 wurde das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer bei Niedrigwasser von der Elbe bis zur dänischen Grenze abgeflogen und die Größe der anwesenden Entenschwärme geschätzt und in eine Karte eingetragen. Die Schätzungen wurden stichprobenartig durch Auszählen von Luftbildern überprüft.

Von 1986 bis 1994 wurden 69 Zählungen durchgeführt.

3.6 Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung erfolgte mit dem Programm SYSTAT (Wilkinson 1990). Bei der Anwendung von Varianzanalysen wurden die Voraussetzungen (Homogenität der Varianzen) mit dem im Programm vorgegebenen Schritten geprüft. Wenn notwendig wurden die Daten transformiert, bis die Voraussetzungen erfüllt waren.

4. Vorkommen der Eiderente im Wattenmeer

4.1 Allgemeines

Eiderenten kamen während der letzten Eiszeit vermutlich im Bereich Südirlands und der Biskaya vor und haben sich von dort aus mit dem zurückgehenden Eis nach Norden bewegt und auf die heutigen Brutareale verteilt (Ploeger 1968). Die Ostsee, die vor 5000 Jahren eine Wandlung von einem Süßwassersee zu einem Brackwassermeer begann (Dietrich & Köster 1974, Voipio 1980), konnte erst später besiedelt werden. Wann das Wattenmeer von Eiderenten besiedelt wurde, ist nicht genau dokumentiert. Ausgrabungen von Vogelknochen an zwei frühgeschichtlichen Siedlungen (1. bis 5. Jh. und 7.-15. Jh.) im Bereich der deutschen Nordseeküste erbrachten nur einen Nachweis, der keinen Anhaltspunkt für ein häufigeres Auftreten liefert (Reichstein 1986). Eiderenten fanden im Nordseeküstenbereich vermutlich schon lange geeignete Lebensbedingungen vor. Im Wattenmeer selbst dürften sie jedoch erst seit Sturmfluten in der ersten Hälfte dieses Jahrtausends die heutige Wattenmeerlandschaft schufen, in großen Beständen vorkommen. Die Besiedlung des Wattenmeeres als Brutgebiet für die Eiderente begann vor 200 Jahren. Zu dieser Zeit war sie hier auch als Rastvogel häufig (Naumann 1819).

In Nordwesteuropa leben heute etwa 3 Millionen Eiderenten der Nominatform, mit den größten Beständen in der Ostsee und an den Küsten Islands und Norwegens (Laursen 1989). Eiderenten aus der Ostseepopulation ziehen zur Mauser und Überwinterung in das Wattenmeer, wo sie die südliche Verbreitungsgrenze erreichen (Bauer & Glutz 1969, Cramp & Simmons 1977).

4.2 Vorkommen im Wattenmeer

Das Wattenmeer ist für Eiderenten ein ungewöhnlicher Lebensraum. Eiderenten suchen nur im Wasser nach Nahrung, so daß die Tiden die Zugänglichkeit des Nahrungsangebots für sie einschränken, was in den meisten anderen Gebieten, etwa der Ostsee, nicht gegeben ist. Das Wattenmeer erscheint dennoch als ein attraktiver Lebensraum für Eiderenten, da ein großer Teil der Biomasse des Makrozoobenthos von Mollusken gebildet wird (Beukema 1983), von denen sie sich ernähren. Eiderenten sind unter den Vögeln des Wattenmeeres die wichtigsten Konsumenten, auf die ein Drittel der Zehrung durch karnivore Vögel entfällt (Smit 1983, Nehls 1991).

Die Männchen verlassen nach Brutbeginn der Weibchen die Brutgebiete und ziehen ab Juni in spezielle Mausergebiete. Den Mauserbestand des Wattenmeeres schätzten Swennen et al. (1989a) anhand nicht synchronisierter Zählungen auf 230.000 bis 280.000 Exemplare im Juli und August. Der größte Teil davon konzentriert sich im deutschen Teil des Wattenmeeres. Spätere Zählungen erbrachten hier Mauserbe-

Tab. 4.1: Ergebnisse flächendeckender Eiderentenzählungen aus dem Wattenmeer im Januar.

Tab. 4.1: Results of January aerial surveys for the entire Wadden Sea.

Gebiet	1987	1991	1993
Niederlande	147.300 ¹	90.030 ²	137.340 ⁵
Niedersachsen	36.580 ¹	120.278 ³	50.424 ³
Schleswig-Holstein	16.720 ¹	54.258 ³	91.155 ³
Dänemark	45.300 ¹	66.911 ⁴	18.070 ⁶
gesamt	245.900	331.447	296.989

Quellen: 1. SWENNEN et al. (1989), 2. SWENNEN (1991), 3. NEHLS (unveröff.), 4. PIHL et al. (1992). 5. BAPTIST et al. Ms., 6. Rösner et al. 1994.

stände bis zu 270.000 Exemplare, so daß ein Gesamtbestand im Wattenmeer nahe 300.000 Exemplare anzunehmen ist (Nehls unveröff.). Der größte Teil (ca. 80%) des Mauserbestandes im Juli und August entfällt auf adulte Männchen (Swennen et al. 1989, Nehls 1991). Ab September erreichen Weibchen, Jungvögel und Männchen, die in der Ostsee gemausert haben, das Wattenmeer. Ein Teil der Vögel, die im Wattenmeer gemausert haben, zieht dagegen zur Überwinterung in die Ostsee zurück (Nehls 1991, Berndt et al. 1993, s.a. Noer 1991). Zählungen des Winterbestandes erbrachten zwischen 250.000 und 330.000 Exemplaren (Tab. 4.1).

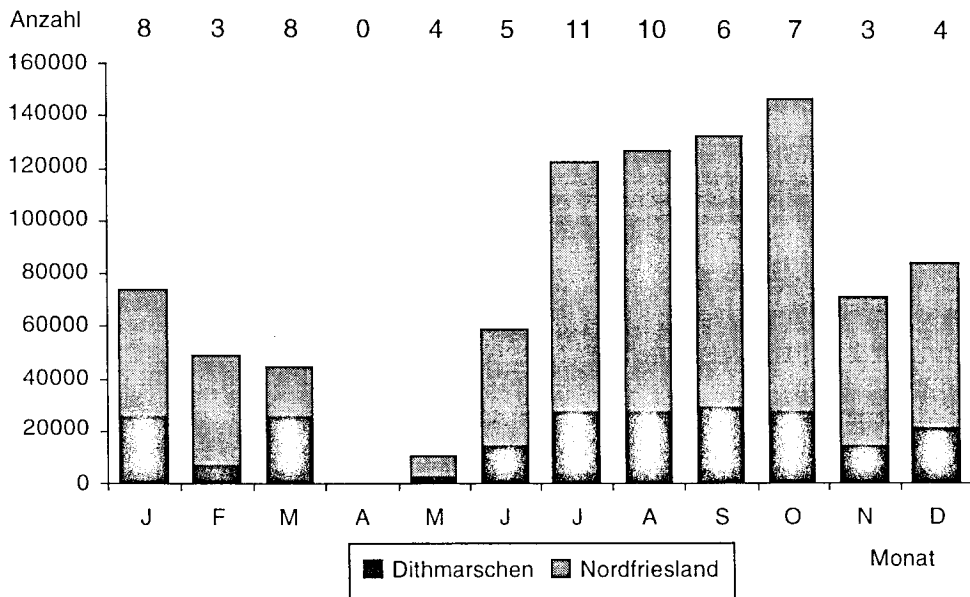


Abb. 4.1: Bestandsverlauf der Eiderente im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer nach Flugzeugzählungen 1986-1994.

Fig. 4.1: Phenology of eider numbers in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein as obtained from aerial surveys 1986-94.

Im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer, zu dem auch das Untersuchungsgebiet Königshafen gehört, treten hohe Sommer- und Herbstbestände und relativ niedrige Winterbestände auf (Abb. 4.1). Mit 130.000 Exemplaren hält sich etwa die Hälfte des Mauserbestandes des gesamten Wattenmeeres hier auf. Während des Herbstzuges können die Bestände kurzfristig 200.000 Exemplare übersteigen. Die Höhe der Winterbestände schwankt jährlich sehr stark und beträgt im Mittel der Jahre 1987-94 etwa 80.000 (Januar).

Eiderenten ernähren sich im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer überwiegend von Herzmuscheln (*Cerastoderma edule*) und Miesmuscheln. Untersuchungen in den wichtigsten Aufenthaltsgebieten von 1987 bis 1989 ergaben, daß etwa 75% der Nahrung auf Herzmuscheln entfallen und fast der gesamte Rest auf Miesmuscheln (Nehls 1991). Die Verbreitung der Eiderenten in den folgenden Jahren deutete darauf hin, daß der Anteil der Miesmuscheln in den Wintermonaten zeitweise deutlich höher lag, da sich die Eiderenten dann verstärkt in Bereichen mit Miesmuschelbänken und Miesmuschelkulturen konzentrierten (Kap. 8).

Der Mauserbestand des Wattenmeeres hat in den letzten 20 Jahren sehr stark zugenommen. Vor allem in den zentralen Bereichen zwischen Jade und Eider entstanden neue Mauserplätze (Abb. 4.2). Der Winterbestand veränderte sich demgegenüber nur wenig (Swennen et al. 1989a).

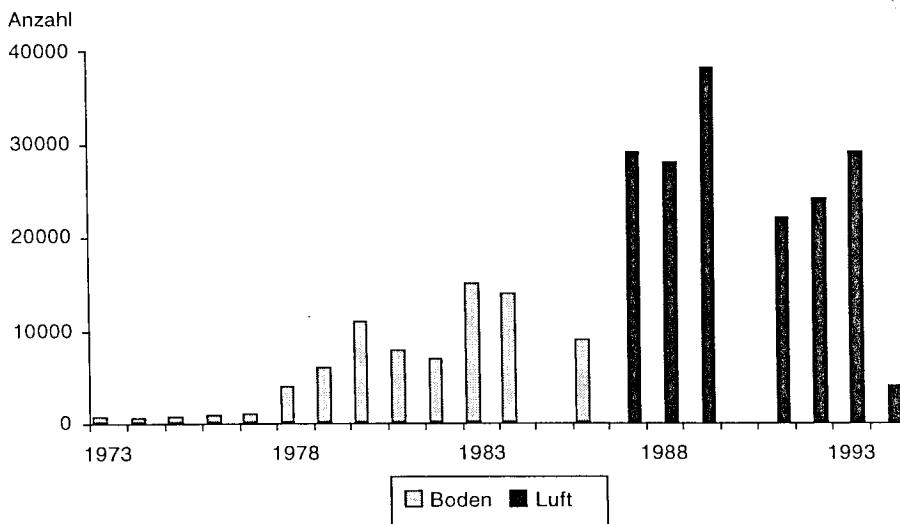


Abb. 4.2: Entwicklung des Mauserbestandes bei Mellum nach Bodenzählungen der Naturschutzwarde und eigenen Flugzeugzählungen.

Fig. 4.2: Changes of eider numbers moulting near the island of Mellum.

4.3 Der Königshafen

Der Königshafen ist eine flache Bucht am Nordende der Insel Sylt, die nach Westen von einer Dünenkette begrenzt wird (Abb. 4.4). Die Bucht umfaßt etwa 450 ha Wattflächen; überwiegend Sandwatten mit einem relativ hohen Anteil Grobsand, der von

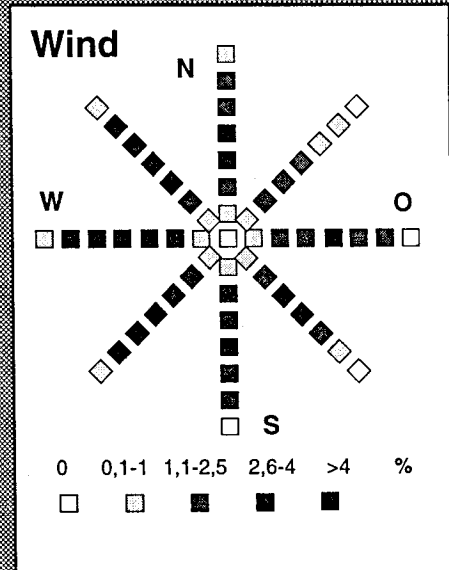
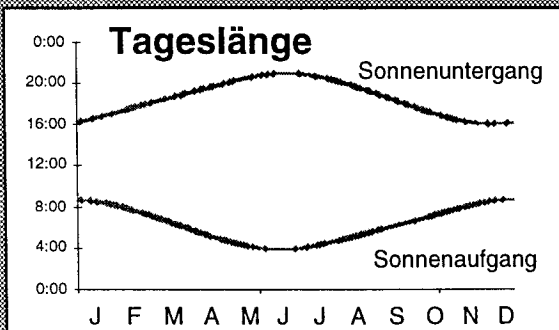
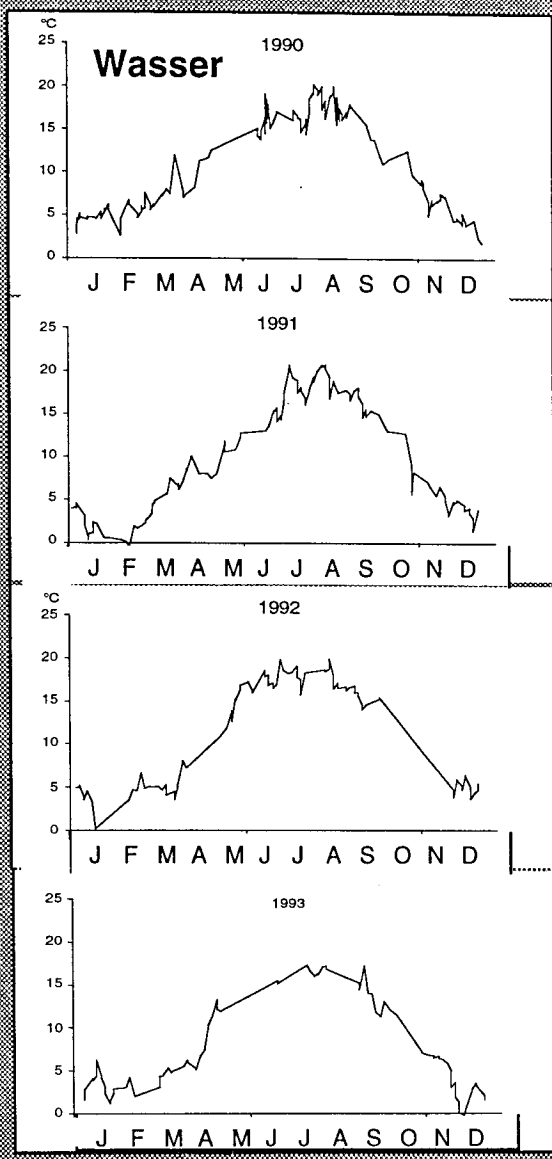
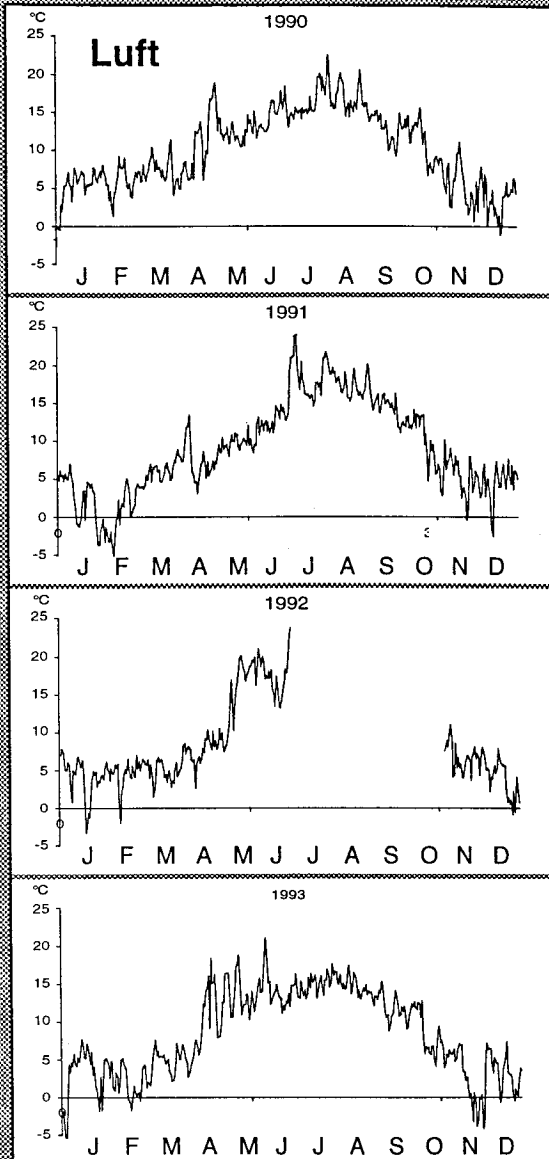


Abb. 4.3: Klimadaten für den Königshafen

Lufttemperaturen (Tagesmittel) und Windrose nach Messungen des Deutschen Wetterdienstes, Wetterstation List, Wassertemperatur nach Martens (briefl.), Tageslänge nach BSH (1993). Die Windrose gibt die Anteile von Windrichtung und Stärke an. Die Windstärke nimmt in 7 Schritten von innen nach außen bis 17,2 m/s zu (aus Nehls & Thiel 1993).

den Dünen eingetragen wird (Austen 1992). Der Ausgang der Bucht wird durch die Insel Uthörn verengt; der Haupteinstrom in den Königshafen verläuft durch den Priel nördlich von Uthörn. Eine ausführliche Beschreibung des Gebietes gibt Reise (1985).

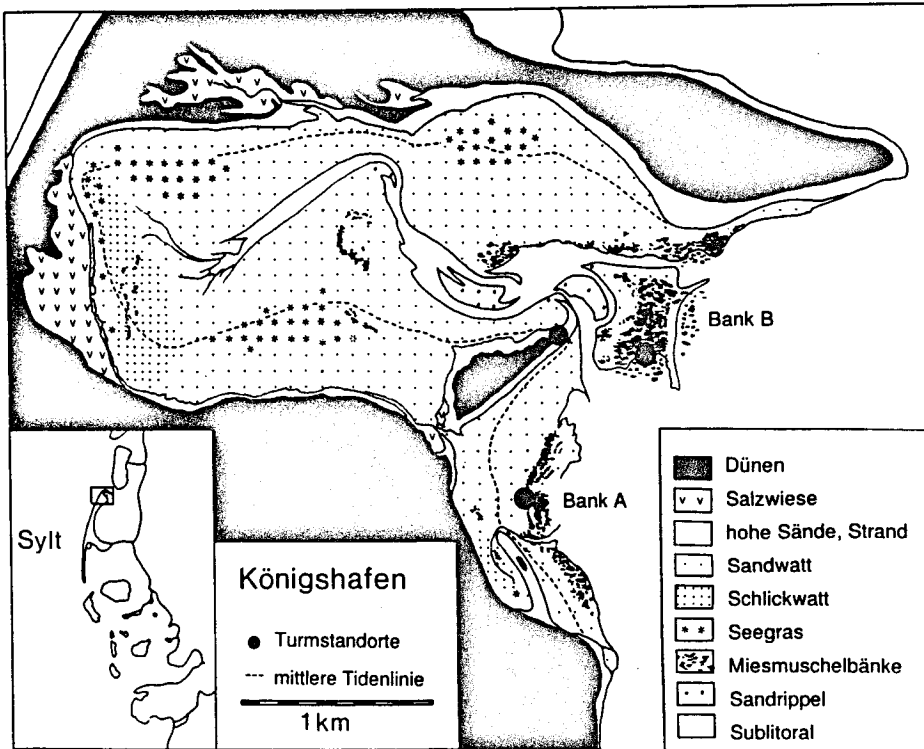


Abb. 4.4: Verbreitung der benthischen Lebensgemeinschaften des Königshafens (nach Reise et al. 1994).

Fig. 4.4: Distribution of the benthic communities in the Königshafen (from Reise et al. 1994)

Die klimatischen Bedingungen im Wattenmeer sind - entsprechend der Lage in Nordwesteuropa - durch milde Winter und relativ kühle Sommer gekennzeichnet (Abb. 4.3). Die Randlage zur Nordsee mildert im Wattenmeer noch zusätzlich Temperaturschwankungen ab (Eisma 1983). Die Wintertemperaturen schwanken meist um 5 °C, mit gelegentlichen Frostperioden. Die Sommertemperaturen liegen von Juni bis September zwischen 15 und 25 Grad. In manchen Jahren ändern sich die Temperaturen von April bis August nur wenig. Der Verlauf der Wassertemperaturen entspricht dem weitgehend mit meist 3-5°C im Winter und 15-20°C im Sommer. Vereisungen des Wattenmeeres traten im Untersuchungszeitraum im Februar 1991 und Januar 1994 auf. Prägendes Element im Wattenmeer sind Stürme aus westlichen Richtungen, die die Morphologie des Wattenmeeres strukturieren und die benthischen Lebensgemeinschaften beeinflussen (s. Nehls & Thiel 1993).

Die Biomasse der benthischen Lebensgemeinschaften des Königshafens liegt auf den eigentlichen Wattflächen zwischen 17 und 30 g AFTG/m² (Asmus & Asmus 1990). Die Biomasse auf Miesmuschelbänken erreicht demgegenüber bis zu 1,8 kg

AFTG/m² (Asmus 1987, s.a. Kap. 7). Obwohl die Miesmuschelbänke nur 1-2% der Fläche des Königshafens bedecken (Kap. 7), haben sie dadurch einen hohen Anteil an der Gesamtbiomasse des Makrozoobenthos dieses Gebietes.

4.4 Die Eiderenten des Königshafens

- Bestandsverlauf

Der Bestandsverlauf der Eiderente im Königshafen weist dieses Gebiet vor allem als ein Überwinterungsgebiet aus. Die höchsten Bestände werden während des Herbstzuges erreicht (Abb. 4.5). Der Mauserbestand ist relativ niedrig. In allen Jahren stiegen die Bestände im Laufe des Mauserzuges im Juni und Juli an und erreichten bis zu 1500 Exemplare. Ein großer Teil der Eiderenten verließ das Gebiet aber vor dem Abwurf der Schwungfedern wieder, was vor allem eine Folge andauernder Störungen durch Surfer und Bootsverkehr war (Ketzenberg 1993).

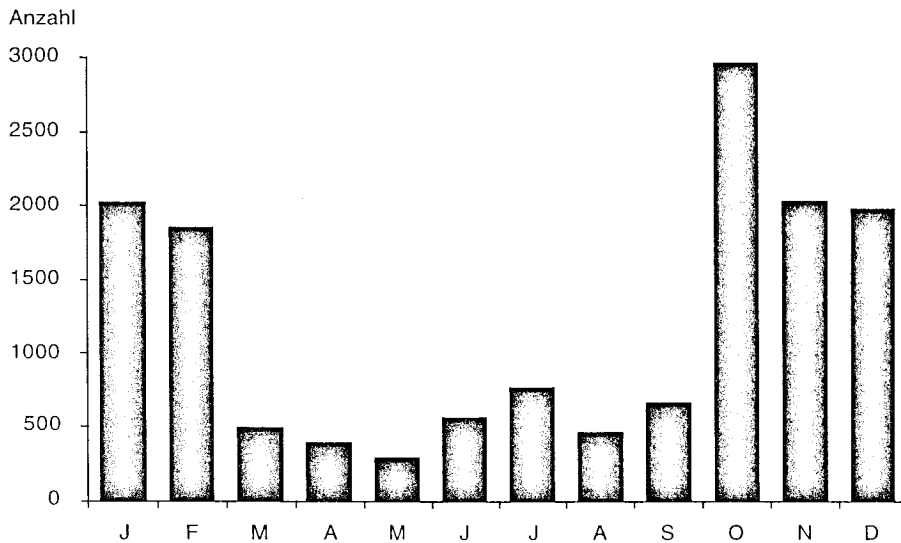


Abb. 4.5: Bestandsverlauf der Eiderente im Königshafen. Monatsmittel nach 14-tägigen Zählung 1990-1994.

Fig. 4.5: Phenology of eider numbers in the Königshafen as obtained from fortnightly ground counts 1990-94.

- Mauser

Wie alle Entenvögel mausern Eiderenten ihr gesamtes Großgefieder gleichzeitig und sind in dieser Zeit für etwa 4 Wochen flugunfähig. Die ersten flugunfähigen Eiderenten wurden Ende Juli auf Uthörn gefangen. Die Hauptmauserzeit liegt im Königshafen nach den Ergebnissen der Fänge im August (Abb. 4.6), die Jungvögel beginnen die Mauser früher als Altvögel. Im Königshafen beginnt die Mauser etwa 3 Wochen später als in den anderen Teilen des Wattenmeeres (Joensen 1973, Nehls 1991, Berndt et al. 1993).

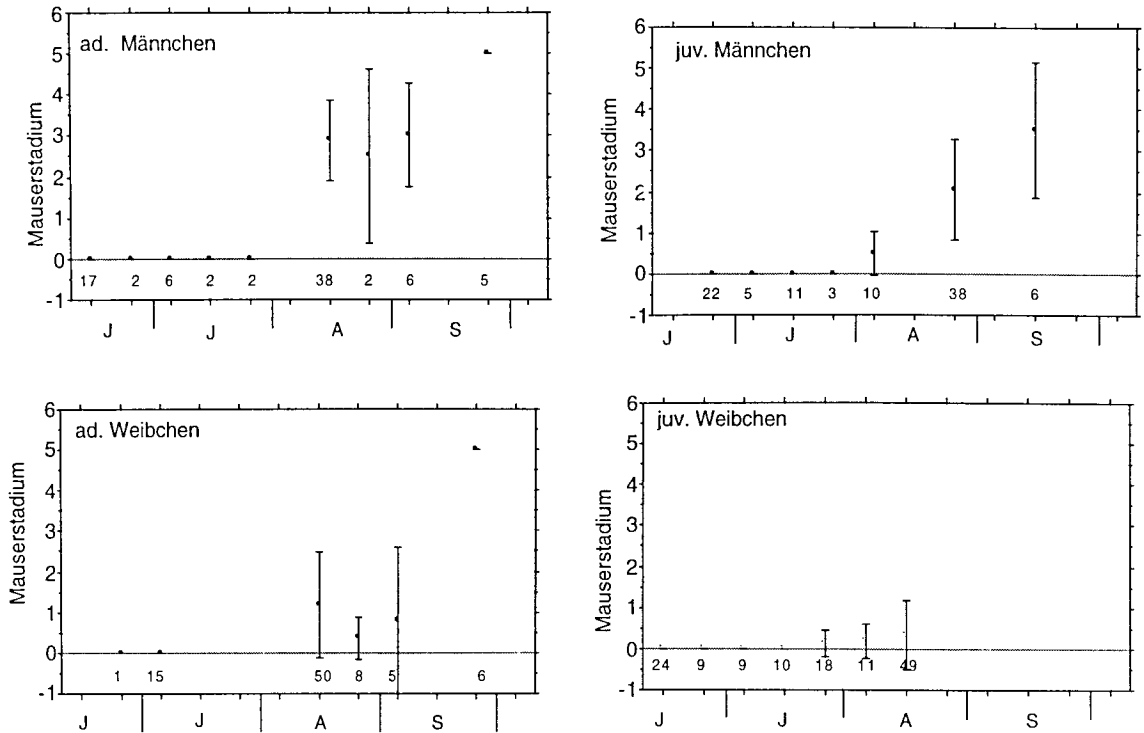


Abb. 4.6: Verlauf der Schwungfedermauser im Königshafen. Angegeben ist das mittlere Mauserstadium für Dekaden. Einteilung des Mauserstadiums in 6 Stufen (0= alte Feder, 5= neue Feder, s. Ginn & Melville 1983). Nach Fängen auf Uthörn. Die Zahlen auf der x-Achse geben den Stichprobenumfang an.

Fig. 4.6: Primary moult of eiders caught by cannon netting in the Königshafen. The figure shows the mean moult score per decade. Molt score is given in six classes (0= old feather; 5= new feather; see Ginn & Melville 1983). The numbers on the x-axes indicate sample sizes. (Männchen = male, Weibchen = female).

- Gewichtsentwicklung

Eiderenten erreichten im Winter etwas höhere Gewichte als im Sommer. Bei allen Gruppen wurden die höchsten Werte im Januar gemessen, sie fielen aber schon im Februar deutlich ab. Die Männchen sind deutlich schwerer als die Weibchen, der Unterschied bei adulten Eiderenten beträgt etwa 200g (Abb. 4.7).

Während der Sommermonate veränderte sich das Gewicht der Eiderenten nur wenig. Bei juvenilen Männchen wurde ein leichter Gewichtsanstieg festgestellt.

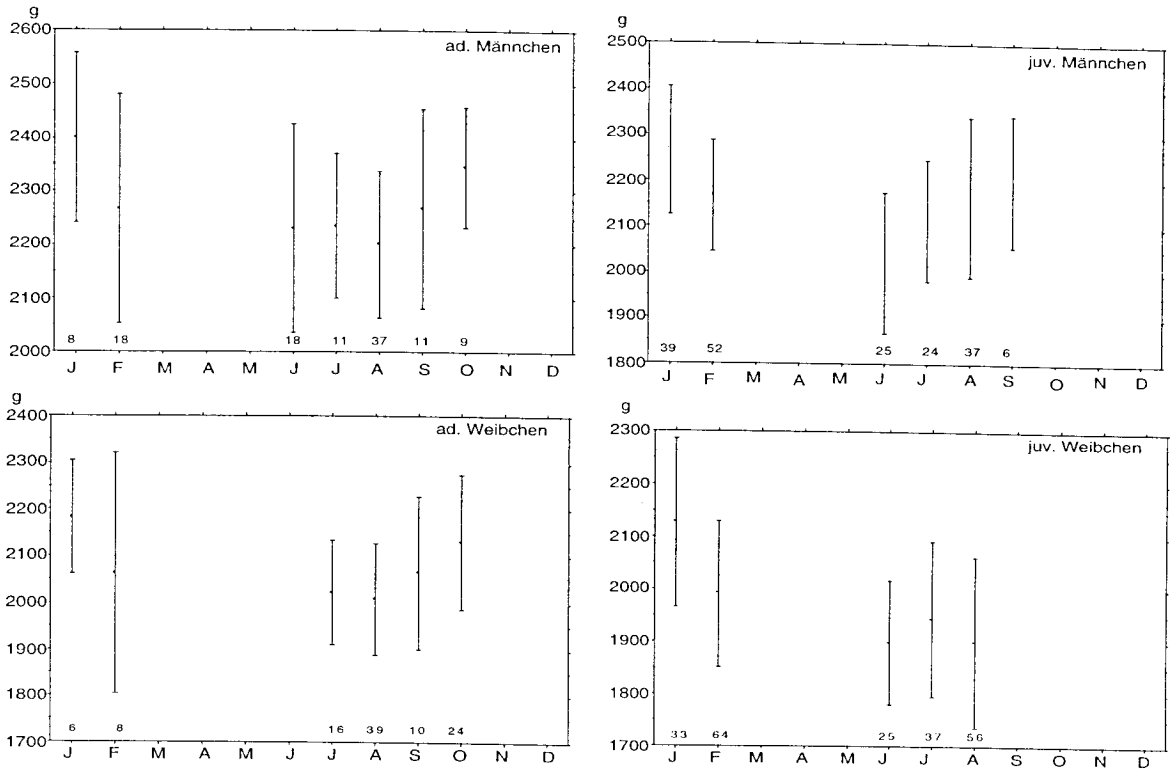


Abb. 4.7: Gewichtsentwicklung der Eiderente im Königshafen. Daten aller Fänge von 1991 bis 1994. Die Zahlen auf der x-Achse geben den Stichprobenumfang an.

Fig. 4.7: Changes in average weight of eiders caught in the Königshafen 1991-1994. The numbers on the x-axes indicate sample sizes. (Männchen = male, Weibchen = female)

5. Nahrungsaufnahme und Nahrungsausnutzung

Ein Grundpfeiler der Verhaltensökologie ist die Annahme, daß Tiere durch die Optimierung der Nahrungsaufnahme ihre Fitneß vergrößern können (Schoener 1971, Stephens & Krebs 1986). Mit dem Nahrungserwerb muß jedes Tier einen Energiegewinn erzielen, der den Energiebedarf der Aktivitäten und reproduktiven Leistungen deckt. Je höher dieser Gewinn ausfällt, und je kürzer die Zeit ist, in der er erzielt werden kann, desto mehr Zeit und Energie steht für andere Aktivitäten und reproduktive Leistungen zur Verfügung.

Optimierungsmodelle berechnen in ihrer einfachsten Form die Energieaufnahme pro Zeiteinheit. Zahlreiche Studien zeigten, daß Tiere durch die Nahrungswahl und die Anpassung der Geschwindigkeit der Nahrungssuche die Nahrungsaufnahme pro Zeit optimieren (s. Schoener 1987). Dem Energie/Zeit-Ansatz, der Tiere als Energie-Maximierer oder Zeit-Minimierer einstuft (Stephens & Krebs 1986), sind jedoch Grenzen gesetzt: die Maximierung der Aufnahmerate verliert an Bedeutung wenn andere Faktoren, wie die Verdauungsgeschwindigkeit, die Nahrungsaufnahme begrenzen, oder wenn die Nahrungsaufnahme selbst mit hohen Kosten verbunden ist. Neben der Maximierung der Aufnahmerate sind daher auch Strategien zur Maximierung der Effizienz der Nahrungssuche (Energiegewinn/Energieausgaben für die Ernährung) in Betracht zu ziehen (s. Ydenberg et al. 1994).

Die Effizienz der Nahrungssuche ist zugleich ein wichtiges ökologisches Maß, da sie angibt, welcher Teil des in der Höhe begrenzten Energiebudgets (Peterson et al. 1990) auf den Nahrungserwerb entfällt. Angesichts wechselseitiger Abhängigkeiten der Zeit- und Energiebudgets (King 1974, Ricklefs 1991), ist jedoch nicht klar, ob die Maximierung der Aufnahmerate und die Maximierung der Effizienz als alternative Strategien einzustufen sind.

Die aufwendige Ernährung der Eiderenten mit ganzen Muscheln ist Anlaß genug, die Ausnutzung der aufgenommenen Energie als Grundlage für ein quantitatives Energiebudget zu ermitteln. Zahlreiche Untersuchungen an muschelfressenden Tieren zeigten, daß diese relativ kleine Mollusken bevorzugen und meist unterhalb der Muschelgröße blieben, die die höchste Energieaufnahme pro Zeit bringen würde. Neben anderen Argumenten wurde die Aufnahme kleiner Muscheln durch Tauch- und Meeresenten mit dem hohen Energieaufwand für das Schalenknacken begründet (z.B. Bustnes & Erikstad 1990, de Leeuw & van Eerden 1992). Es liegen aber keine Angaben über den energetischen Aufwand der Nahrungsverarbeitung vor. In diesem Kapitel wird zunächst die Größenselektion der Eiderente im Königshafen und dann die Energieausnutzung der Nahrungsaufnahme untersucht. Ziel des Kapitels ist es, den Energiegewinn der Nahrungssuche zu ermitteln und die Frage zu beantworten, ob die Maximierung der Effizienz der Nahrungssuche oder die Maximierung der Aufnahmerate die erfolgreichere Strategie ist.

5.1 Größenselektion

Auf den Miesmuschelbänken des Königshafens verzehrten Eiderenten Miesmuscheln in nahezu allen verfügbaren Größen zwischen 5 und 66 mm, zeigten jedoch deutliche Präferenzen für bestimmte Größenklassen. Die Mediane für die einzelnen Monate lagen im Untersuchungszeitraum 1990 - 93 zwischen 32 und 52 mm. Im Jahresverlauf wählten die Eiderenten unterschiedliche Muschelgrößen aus. In den Wintermonaten (November - März) wurden hauptsächlich Muscheln zwischen 35 und 55mm aufgenommen. Im späten Frühjahr fiel die mittlere Größe deutlich ab und die Spanne der aufgenommenen Muschelgrößen wurde schmaler. Die kleinsten Muscheln wurden im Mai aufgenommen und in den folgenden Monaten stieg die mittlere Größe langsam an. Zugleich wurde die Spanne der aufgenommenen Muschelgrößen erweitert (Abb. 5.1).

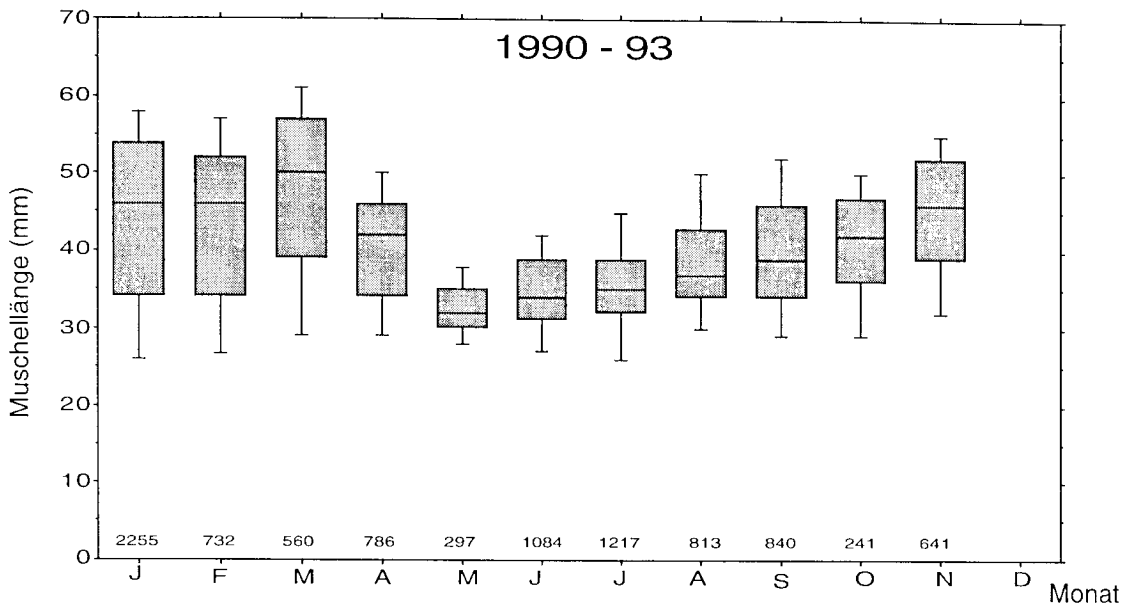


Abb. 5.1: Saisonale Veränderung der Größenselektion. Angegeben sind die Längen der von Eiderenten im Königshafen aufgenommenen Miesmuscheln. Die Zahlen über der x-Achse geben den Stichprobenumfang an. Zwischen einzelnen Jahren bestanden keine signifikanten Unterschiede (ANOVA, $p > 0,05$) und die Daten wurden gemeinsam ausgewertet. Die saisonale Entwicklung der Längen und die Entwicklung der Spanne der 50% Quartile sind signifikant (ANOVA; $p = 0,005$ bzw. $p = 0,027$).

Fig. 5.1: Seasonal changes in the selection of mussel sizes as obtained from faecal analysis. The figure shows the length of mussels taken by eiders in the Königshafen. The numbers on the x-axes indicate sample sizes. Differences between years were not significant (ANOVA, $p > 0,05$) and data were pooled. Seasonal changes in mussel length and in the span of the 50% quartile are significant (ANOVA; $p = 0,005$ bzw. $p = 0,027$).

Die Wahl bestimmter Muscheln stellt eine aktive Selektion bevorzugter Größen dar. Die Miesmuschelbänke im Königshafen wurden von mehreren Altersklassen aufgebaut, die anhand der Längenhäufigkeitsverteilung nicht voneinander getrennt werden konnten (s.a. Kap. 8). Dadurch ergab sich eine breitgefächerte Struktur, in der Größen bis 75mm präsent waren. Aus diesem Bereich wurden, bei saisonalen Un-

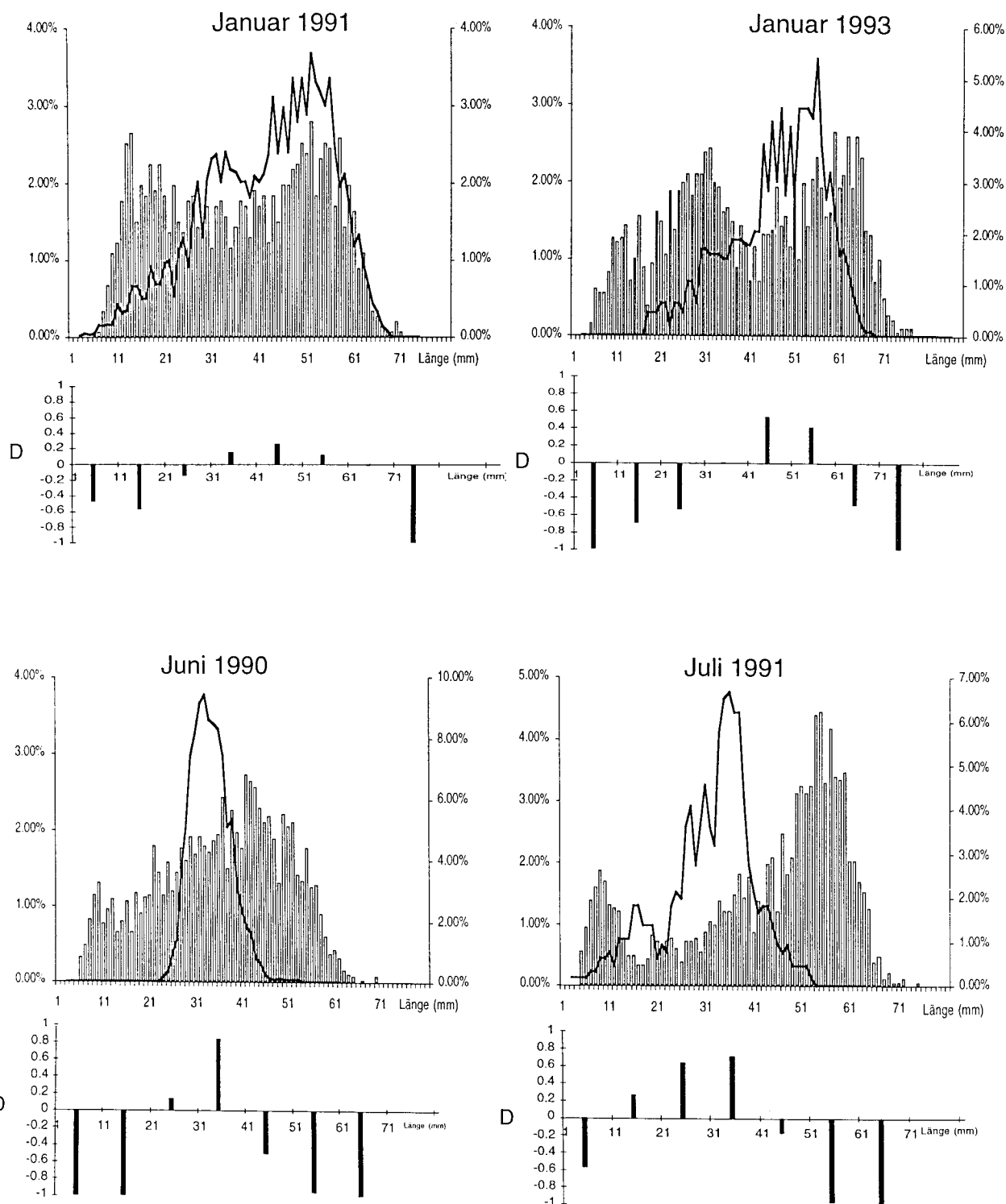


Abb. 5.2: Selektivität von Eiderenten auf Miesmuschelbänken im Königshafen. Dargestellt sind jeweils in der oberen Grafik die Längenhäufigkeitsverteilungen von Miesmuscheln auf der wichtigsten Muschelbank (Balken, linke Y-Achsen) und die selektierten Muschelgrößen (Linie, über 5 Punkte geglättet, rechte Y-Achsen)). Die untere Grafik zeigt den Selektionsindex D für 10mm-Bereiche. Positive Werte zeigen eine Bevorzugung einer Größenklasse relativ zu ihrer Häufigkeit an, negative Werte eine Meidung der jeweiligen Größenklasse.

Fig. 5.2: Selectivity of eiders on mussel beds in the Königshafen. The upper figures show the frequency distribution of mussel length (bars, left y-axes) and the sizes taken by eiders (line, right y-axes). The lower figures show the selectivity index D (Jacobs 1974) for 10mm steps. Positive values indicate a preference, negative a rejection of a certain size class.

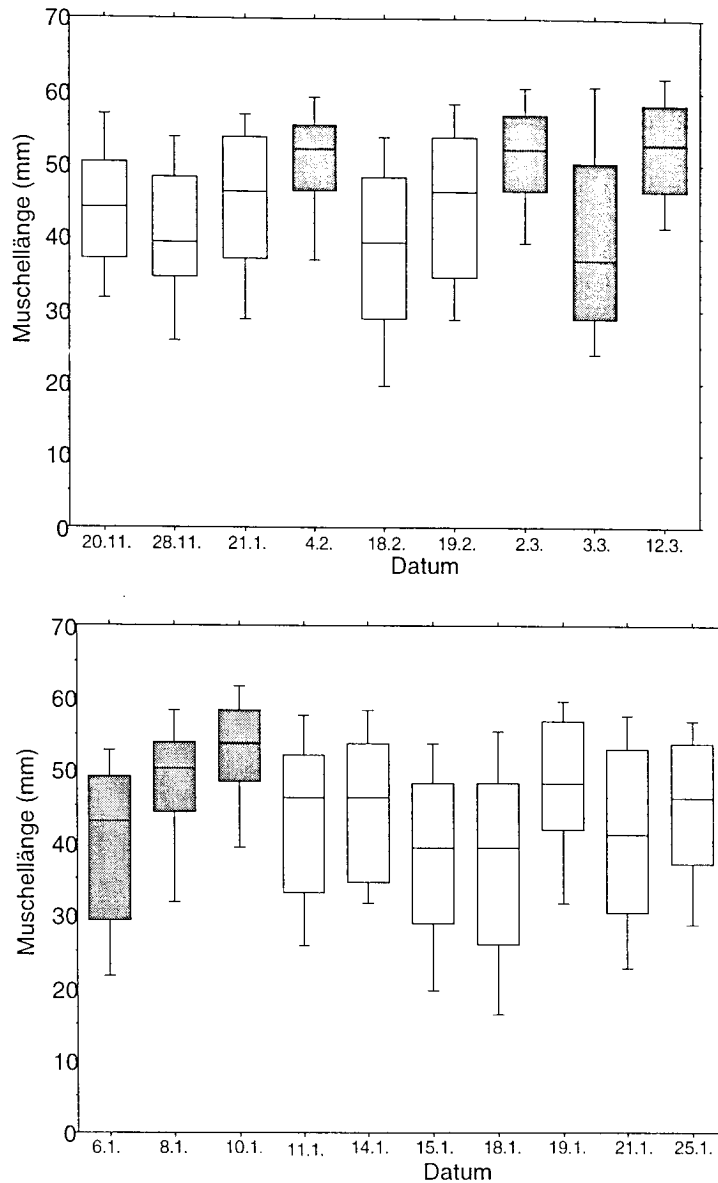


Abb. 5.3: Größenselektion tauchender und gründelnder Eiderenten. Angegeben sind die Längen von Miesmuscheln, die von tauchenden (grau) und gründelnden (weiß) Eiderenten aufgenommen wurden (s. Text). Oben November 1991 bis März 1992, unten Januar 1991.

Fig. 5.3: Selection of mussel sizes by diving (grey) or head-dipping (white) eiders in the field. Upper figure Novembers 1991 to March 1992, lower figure January 1991.

terschieden, nur bestimmte Größen ausgewählt. 80% aller von Eiderenten aufgenommenen Miesmuscheln waren zwischen 30 und 52 mm lang. Durch das Wachstum der Muscheln, jährweise Unterschiede in der Rekrutierung neuer Jahrgänge und durch die Prädation durch Eiderenten (s. Kap. 8) veränderte sich das Nahrungsangebot. Dies hatte jedoch keine deutliche Auswirkungen auf die Selektivität der Eiderenten. In Abbildung 5.2 wird die Selektivität der Eiderenten beispielhaft für vier Zeiträume, in denen auch die Struktur des Nahrungsangebots untersucht wurde, dargestellt. In beiden dargestellten Wintern und beiden dargestellten Sommern wurden - trotz deutlicher Unterschiede in der Struktur des Nahrungsangebots - jeweils ähnliche Größen ausgewählt. Der Selektionsindex zeigt, daß bestimmte Größen

überproportional zu ihrem Vorkommen ausgewählt wurden und andere Größen gemieden wurden. Die Selektivität für bestimmte Größenklassen erreichte im Sommer höchste Werte (bis 0,8; Juni 1990), während im Winter, wenn ein relativ breites Größenspektrum aufgenommen wurde, die Bevorzugung einzelner Größenklassen weniger deutlich war. Die Selektivität veränderte sich also vom Sommer zum Winter in der Weise, daß der von den Eiderenten akzeptierte Größenbereich nach oben erweitert wurde.

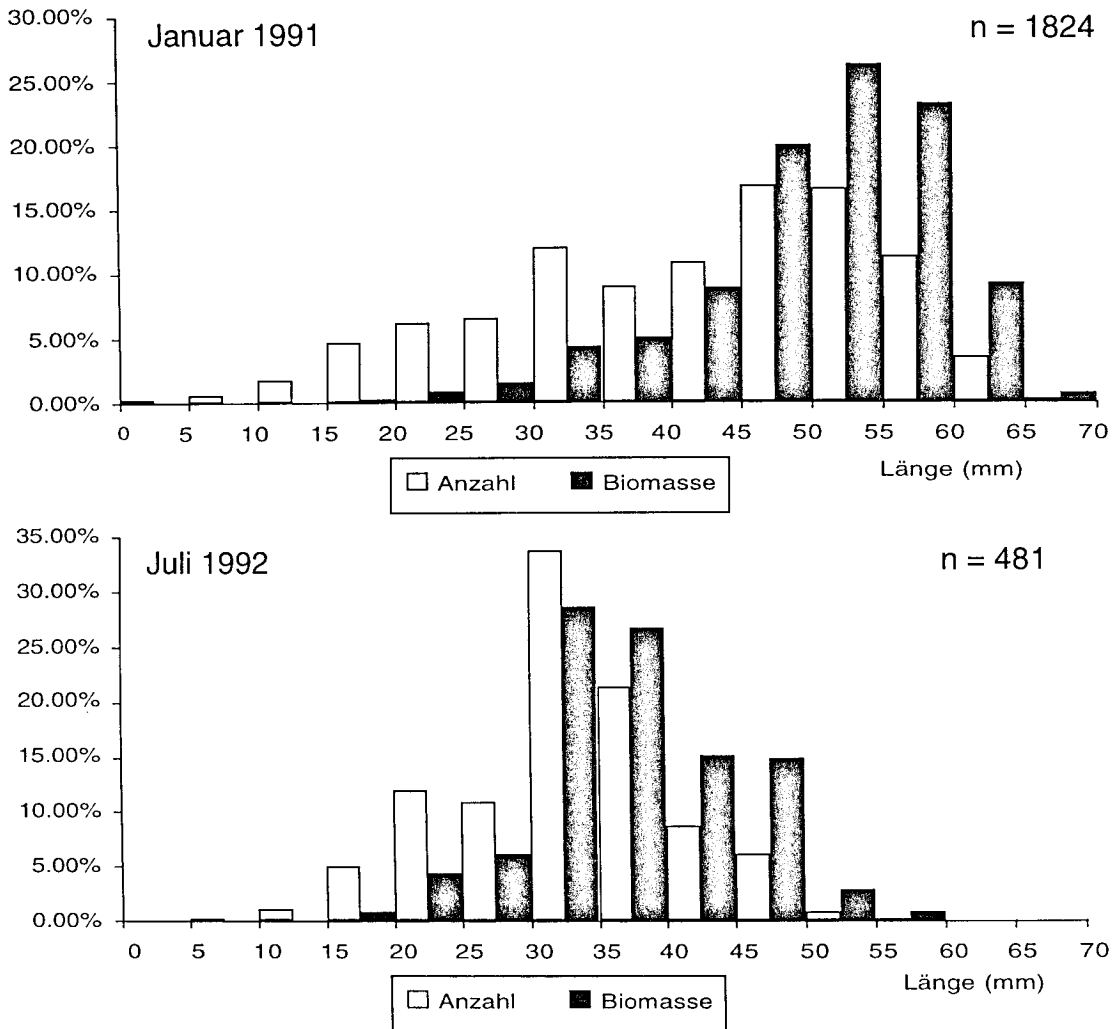


Abb. 5.4 : Bedeutung der Muschelgröße für die Nahrungsaufnahme der Eiderente. Angegeben ist der Anteil einzelner Längenklassen (5mm) an der Anzahl gefressener Muscheln und an der damit aufgenommenen Biomasse.

Fig. 5.4: Importance of mussel sizes to the food intake of eiders. The graphs show the relative contribution of 5mm size classes to the number of mussels taken (white bars) and the ingested biomass (black bars).

Die Selektivität der Eiderenten wird möglicherweise durch die Art des Nahrungserwerbs beeinflusst. Im Januar 1991 und im Winter 1991/92 wurden wiederholt Nahrungsuntersuchungen durchgeführt, die sich einzelnen Aktivitäten zuordnen ließen: An Tagen mit besonders niedrigen Wasserständen gründelten die Eiderenten überwiegend auf den lange trockenfallenden Muschelbänken, während sie an Tagen mit

hohen Wasserständen, die durch starke Westwinde verursacht wurden, nur tauchend Miesmuscheln erreichen konnten. An fünf von sieben Tagen, an denen die Muscheln nur tauchend erreicht werden konnten, wurden auffällig große Miesmuscheln (Median > 50mm) aufgenommen und die Spanne der selektierten Größen war relativ schmal (Abb. 5.3). Der Einfluß der Art der Nahrungssuche läßt sich mit dem vorhandenen Material jedoch nicht klar absichern.

Die Bedeutung der unterschiedlichen Muschelgrößen für die Energieaufnahme der Eiderenten entsprach nicht der Häufigkeit mit der sie gefressen wurden, da der Fleischgehalt exponentiell zur Länge anstieg. Die größeren Muscheln leisteten einen überproportional hohen Beitrag zur Energieaufnahme. Dies wird besonders in den Wintermonaten deutlich, wenn ein relativ breites Größenspektrum aufgenommen wurde (Abb. 5.4). Im dargestellten Beispiel aus dem Januar 1991 entfällt 50% der aufgenommenen Biomasse auf das obere Viertel (> 53mm) des aufgenommenen Größenspektrums. Auf das untere Viertel (< 33mm) entfällt dagegen nur 4% der aufgenommenen Biomasse. In den Sommermonaten ist der Beitrag der verschiedenen Größenklassen zur Nahrungsaufnahme der Eiderente ausgeglichener, da das selektierte Größenspektrum schmäler war. Die größeren Muscheln leisteten jedoch wiederum einen überproportional hohen Beitrag zur Energieaufnahme.

5.3 Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme

Die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme (Energie/Zeit) bei Eiderenten ist eine Funktion der Aufnahmerate (Muscheln/Zeit) und des Energiegehalts der aufgenommenen Muscheln. Eiderenten nehmen Nahrung nur im Wasser auf. Gründelnde Eiderenten schwammen im Flachwasser auf oder am Rand der Muschelbänke und fuhren mit kurzen Pickbewegungen durch die Muscheln. Die Muscheln wurden zu meist als Büschel aus der Muschelbank hervorgezogen. Aus den Büscheln wurde dann mit heftigem Schütteln eine Muschel abgelöst. Auch tauchende Eiderenten brachten gewöhnlich ein Büschel Miesmuscheln mit an die Oberfläche, aus dem dort eine Muschel abgelöst wurde.

Der Nahrungserwerb im Freiland gliedert sich dementsprechend in mehrere Komponenten. Beim Gründeln ist dies die Suchzeit und die Bearbeitungszeit der Muscheln. Ein Tauchzyklus gliedert sich in Tauchzeit, Bearbeitungszeit und die Pausenzeit zwischen zwei Tauchgängen. Die Bearbeitungszeiten gründelnder und tauchender Eiderenten sind nicht direkt vergleichbar, da diese bei gründelnden Enten sofort gestoppt werden konnte, wenn diese eine Muschel gepackt hatten und begannen, sie aus der Muschelbank zu lösen, während bei tauchenden Enten die Bearbeitungszeit erst nach dem Auftauchen gestoppt werden konnte.

Tab. 5.1: Aufnahmegeschwindigkeit gründelnder Eiderenten. Im Freiland wurde die Anzahl aufgenommener Muscheln und die Bearbeitungszeit gemessen. Für diese Werte sind Standardabweichungen angegeben. Das n gibt die Anzahl aufgenommenener Muscheln an.

Tab. 5.1: Intake-rates in head-dipping eiders. Number of mussels per time and handling time were recorded in the field. For these values a standard deviation is given. n indicates the number of mussels.

	Juni/Juli	August/September	November-März
Suchzeit (s)	27,5	31,8	32,5
Bearbeitungszeit (s)	7,8 ± 4,2	14,4 ± 7,3	22,0 ± 20,5
Anteil Bearbeitungszeit (%)	22	32	37
n	1377	187	388
Muschellänge (mm)	39	41	47
Fleischgehalt (g AFTG)	0,5	0,7	0,8
Muscheln/Minute	1,65 ± 0,7	1,3 ± 0,6	1,1 ± 0,3
g AFTG/Minute	0,83	0,91	0,85

Tab. 5.2: Aufnahmegeschwindigkeit tauchender Eiderenten. Für die direkt gemessenen Zeiten sind Standardabweichungen angegeben. Ein Stern zwischen Werten unterschiedlicher Zeiträume weist auf einen signifikanten Unterschied (t-Test, $p < 0,05$) hin.

Tab. 5.2: Intake-rates of diving eiders. For parameters measured in the field, a standard deviation is given. Stars indicate significant differences between time periods (t-test; $p < 0,05$).

	Juni - September		November - März
Tauchzeit (s)	16,8 ± 7,9	*	19,4 ± 7,4
(n)	(120)		(654)
Bearbeitungszeit (s)	12,8 ± 10,5	*	16,1 ± 12,4
(n)	(74)		(218)
Pausenzeit (s)	12,5 ± 13,6	*	14,7 ± 8,6
(n)	(92)		(263)
Tauchzyklus (s)	42		50
Anteil Bearbeitungszeit (%)	30		32
Erfolgsrate (%)	90		80
Muschellänge (mm)	41		47
Fleischgehalt (g AFTG)	0,7		0,8
Muscheln/Minute	1,3		1,0
g AFTG/Minute	0,9		0,8

Die meisten Komponenten des Nahrungserwerbs, sowie Länge und Fleischgehalt der aufgenommenen Miesmuscheln, veränderten sich saisonal. Dies beeinflusste die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme (g AFTG/min) jedoch nur wenig. Die Aufnahmerate (Muscheln/Minute) gründelnder Eiderenten ging vom Frühsommer (Juni-Juli) bis zum Winter (November-März) deutlich zurück (ANOVA, $p < 0,0001$) und die Bearbeitungszeit für die Muscheln stieg an (ANOVA, $p < 0,0001$) (Tab. 5.1). Die Unterschiede zwischen den Zeiträumen August-September und Januar-März sind jedoch in beiden Fällen nicht signifikant (Tukey-Test, n.s.). Die Unterschiede in der Aufnahmerate (Muscheln/Minute) zwischen Juni-Juli und August-September, sowie

Januar-März sind dagegen gesichert (Tukey-Test, $p=0,045$ bzw. $p<0,0001$).

Im Winter tauchten Eiderenten signifikant länger als im Sommer (Tab 5.2). Da die Bearbeitungszeit und die Pausenzeit im Winter ebenfalls anstieg, verlängerte sich auch die Dauer der Tauchzyklen. Zugleich lag die Erfolgsrate der Tauchgänge im Winter niedriger als im Sommer, wodurch die Aufnahme rate sank. Da im Winter jedoch deutlich größere Muscheln aufgenommen wurden, änderte sich die Aufnahme von Muschelfleisch pro Zeiteinheit nur wenig.

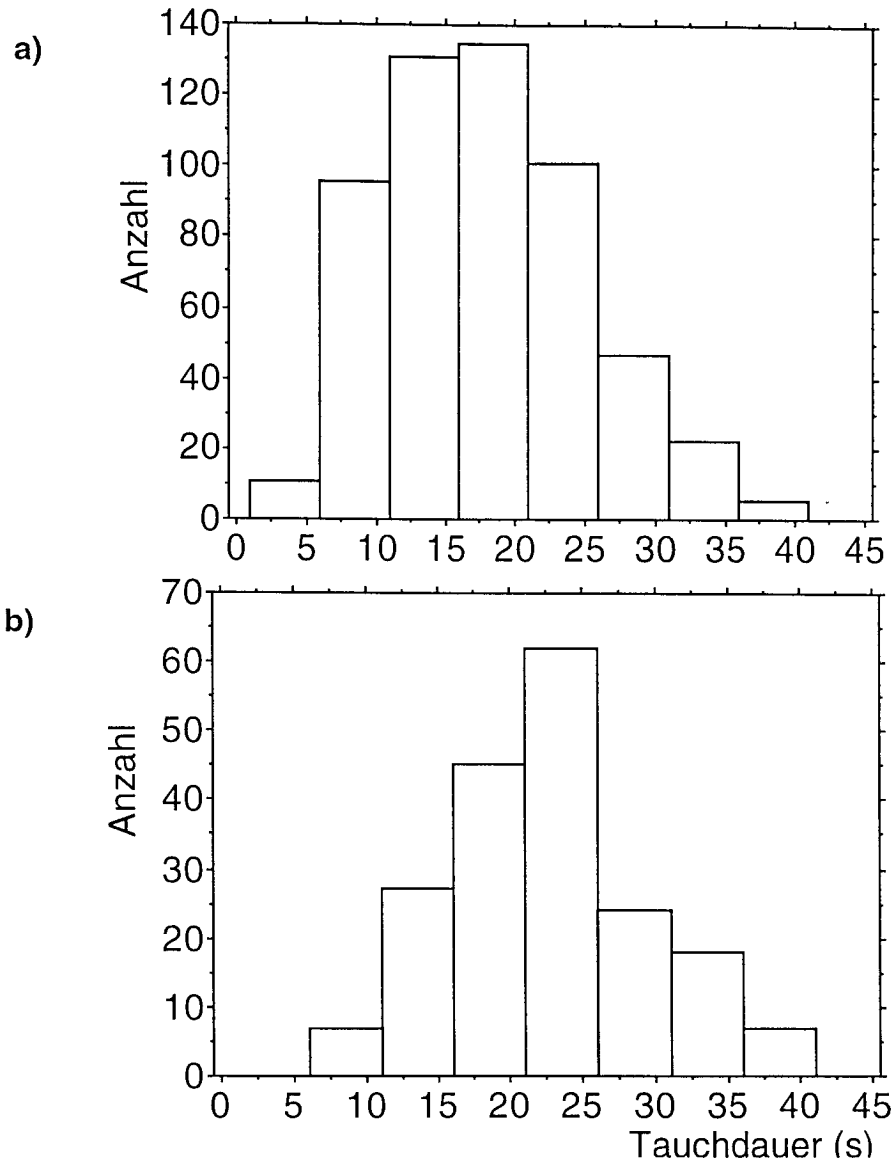


Abb. 5.5: Dauer erfolgreicher (a) und erfolgloser (b) Tauchgänge. Als erfolgreich gelten alle Tauchgänge bei denen Muscheln mit an die Wasseroberfläche gebracht wurden.

Fig. 5.5: Duration of successful (a) and unsuccessful (b) dives. All dives when eiders surfaced with a mussel were considered as successful.

Miesmuscheln wurden vermutlich nur an der Wasseroberfläche verschluckt. Aufgrund der langen Bearbeitungszeiten ist es sehr unwahrscheinlich, daß Eiderenten

Muscheln unter Wasser verschluckten. Die unterschiedliche Dauer erfolgreicher und erfolgloser Tauchgänge deutet an, daß ein Tauchgang dann beendet wurde, wenn eine geeignete Muschel aus der Bank gelöst werden konnte. Wurde nach einer gewissen Zeit keine geeignete Muschel gefunden oder abgelöst, wurde der Tauchgang abgebrochen. Erfolgreiche Tauchgänge waren mit einer mittleren Dauer von 17,4 Sekunden ($\pm 7,4$; $n=551$) signifikant kürzer als erfolglose mit 22,0 Sekunden ($\pm 6,7$; $n=190$; t-Test, $p<0,0001$). Während ein erheblicher Anteil erfolgreicher Tauchgänge weniger als 10 Sekunden dauerte, wurden nur wenige erfolglose Tauchgänge nach dieser Zeit abgebrochen (Abb. 5.6). Der größte Teil der erfolglosen Tauchgänge wurde nach 20 bis 25 Sekunden beendet. Die Bearbeitungszeit für Muscheln, die mehr als eine Minute betragen kann, beeinflußt wesentlich die Dauer einzelner Tauchzyklen und so die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme (lineare Regression, Winter, $r^2=0,41$ $p<0,0001$; Sommer, $r^2=0,19$, $p<0,0001$). Tauchdauer und Bearbeitungszeit bei erfolgreichen Tauchgängen sind im Winter positiv korreliert ($r^2=0,03$; $p=0,01$). Dies deutet darauf hin, daß die Selektivität zum Ende eines Tauchganges abnimmt und mit zunehmender Tauchdauer fester vertroßte Muscheln aufgenommen werden.

5.4 Bearbeitungszeit für unvertroßte Miesmuscheln

Die Bearbeitungszeit für unvertroßte Muscheln, die gekäfigte Eiderenten einzeln im Flachwasser (ca. 5 cm) aufnahmen, stieg mit der Muschellänge an (Abb. 5.6). Sie erreichte bei Muscheln einer mittleren Länge von 52mm etwa 3 Sekunden. Die Bearbeitungszeit unvertroßter Muscheln beträgt damit nur einen Bruchteil der Bearbeitungszeit vertroßter Muscheln, die im Freiland gemessen wurde. Das weist darauf hin, daß der größte Teil der Bearbeitungszeit benötigt wird, um eine Muschel aus ihrer Vertrossung zu lösen.

Die Bearbeitungszeit für die Muscheln beeinflußt die Selektion unterschiedlicher Größen demnach nur wenig. Die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme, gemessen als Aufnahme von Muschelfleisch pro Zeiteinheit, steigt in dem untersuchten Größenbereich mit der Länge an. Der Fleischgehalt der Muscheln steigt exponentiell zur Länge an und übertrifft den Anstieg der Bearbeitungszeit. Dennoch wurden von den gekäfigten Eiderenten keine Miesmuscheln genommen, die länger als 55mm waren.

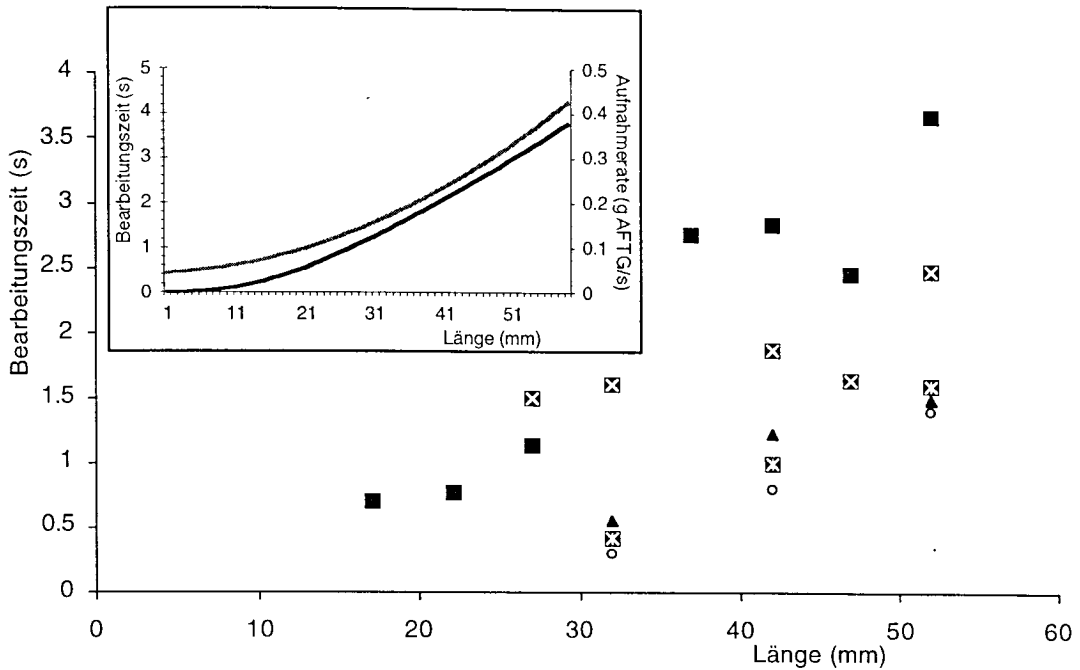


Abb. 5.6: Bearbeitungszeit für unvertroßte Miesmuscheln. Angegeben ist die mittlere Zeit, die gekäfigte Eiderenten vom Ergreifen bis zum Verschlucken für unterschiedliche Muschelgrößen benötigten. Die unterschiedlichen Symbole kennzeichnen die einzelnen Enten. Die eingelassene Grafik zeigt die mittlere Bearbeitungszeit für die einzelnen Längen (graue Linie, $y=0,42+0,006x+0,001x^2$, $r^2=0,34$, $p=0,02$, $n=22$) und die Aufnahme rate (g AFTG/s, schwarze Linie).

Fig. 5.6: Handling time for loose mussels. The dots show mean handling times captive eiders needed to grab and swallow loose mussels offered in a tray. The different symbols represent individual birds. The inset relates handling time (grey line, $y=0,42+0,006x+0,001x^2$, $r^2=0,34$, $p=0,02$, $n=22$) and food intake (g AFTG/s, black line) to mussel length.

5.5 Zusammensetzung der Nahrung

Schalen und Wasser stellen die größten Gewichtsanteile von Muscheln. Im Königshafen erreichten Miesmuscheln bei der Endgröße von etwa 75mm ein Gesamtgewicht von 47,5 g. Der Gehalt organischer Trockensubstanz stieg exponentiell zur Länge an und erreichte zeitweise mehr als 3g AFTG bei großen Muscheln. Der Fleischgehalt (AFTG) der Muscheln des Königshafens schwankte zwischen 4 und 8% des Lebendnaßgewichts; er stieg bei den meisten Probennahmen leicht mit der Länge an. Der relative Fleischgehalt nahm nur im Mai 1992 mit der Länge ab. Die Längen-Gewichts-Beziehungen der einzelnen Termine (Tab. 5.3) unterschieden sich signifikant voneinander (ANCOVA, $p<0,013$). Die Werte aus dem Sommer sind durchgehend höher als die Werte aus dem Winter. Niedrige Werte wurden vor allem im Januar 1992 festgestellt (Abb. 5.7).

Das Schalengewicht stieg ebenfalls exponentiell zur Länge an und erreichte mehr als 20g bei Muscheln der Endgröße. Der Anteil des Schalengewichts am Gesamtgewicht lag bei etwa 45% und änderte sich nur wenig in Bezug zur Länge. Das Ver-

hältnis AFTG/Schalengewicht veränderte sich im Jahresverlauf. Bei den Proben von April 1992 bis August 1992 verringerte sich das Verhältnis AFTG/Schalengewicht mit der Länge, während es sich bei allen anderen Proben vergrößerte. Im Größenbereich der von den Eiderenten selektierten Muscheln wurde im Mittel für jedes Gramm organische Trockensubstanz (AFTG) 7g Schale aufgenommen.

Der Rest des Gesamtgewichts wurde durch Wasser bestimmt, das im Mittel etwa 51% ausmachte.

Tab. 5.3: Längen-Gewichts-Beziehungen von Miesmuscheln aus dem Königshafen.

Tab. 5.3: Length-weight relations of mussels from the Königshafen.

AFTG	Februar 91	$\ln AFTG = 3,092 \ln L - 12,301, r^2 = 0,99, n = 23$
	Januar 92	$\ln AFTG = 3,001 \ln L - 12,057, r^2 = 0,97, n = 43$
	April 92	$\ln AFTG = 2,785 \ln L - 10,879, r^2 = 0,96, n = 35$
	Mai 92	$\ln AFTG = 2,607 \ln L - 10,170, r^2 = 0,96, n = 27$
	August 92	$\ln AFTG = 2,782 \ln L - 10,661, r^2 = 0,96, n = 31$
	Februar 93	$\ln AFTG = 3,534 \ln L - 13,975, r^2 = 0,97, n = 28$
	August 93	$\ln AFTG = 3,240 \ln L - 12,562, r^2 = 0,97, n = 42$
	Dezember 93	$\ln AFTG = 3,339 \ln L - 13,119, r^2 = 0,97, n = 35$
	Januar 94	$\ln AFTG = 3,260 \ln L - 12,321, r^2 = 0,99, n = 28$
	August 94	$\ln AFTG = 3,280 \ln L - 12,681, r^2 = 0,97, n = 35$

Schalengewicht	$\ln SG = 2,943 \ln L - 9,783, r^2 = 0,97, n = 101$
Lebendnaßgewicht	$\ln LNG = 2,919 \ln L - 8,764, r^2 = 0,99, n = 105$

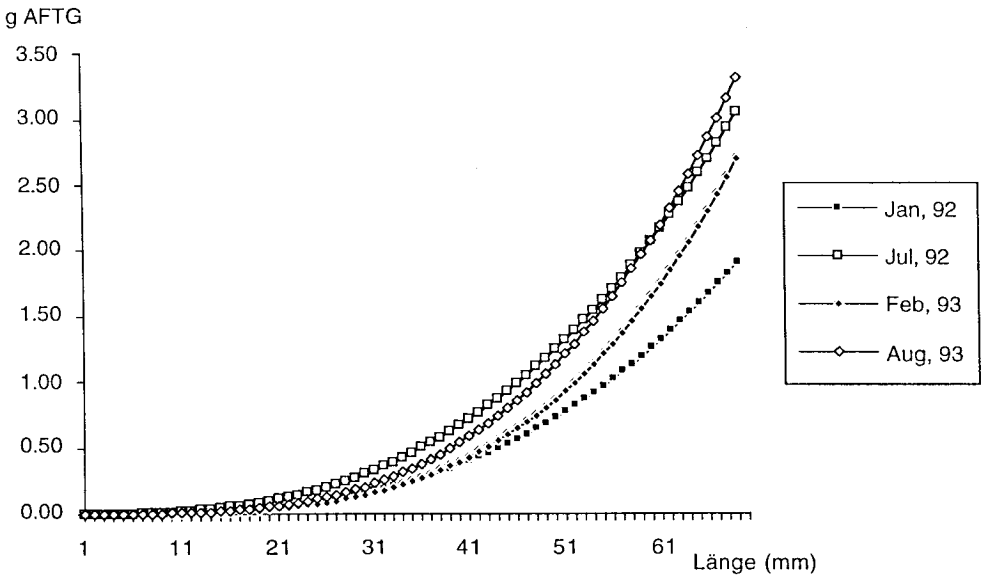


Abb. 5.7: Saisonale Unterschiede im Fleischgehalt von Miesmuscheln aus dem Königshafen (berechnet nach Angaben aus Tab. 5.3).

Fig. 5.7: Seasonal changes in the flesh contents of mussels from the Königshafen (calculated from Tab. 5.3).

5.5 Energetischer Aufwand der Nahrungsverarbeitung

Grundlage für die Berechnung des energetischen Aufwandes der Verdauung und der anderen Komponenten der internen Nahrungsverarbeitung bildet der Ruhestoffwechsel. Alle energetischen Aufwendungen wurden als Abweichung vom Ruhestoffwechsel berechnet.

Nachdem der Stoffwechsel nach einem Experiment auf einen stabilen Wert abgefallen war (Abb. 5.8), wurde der Mittelwert dieses Plateaus, meist über ein bis zwei Stunden, berechnet (Ausreißer durch Störung etc. ausgenommen) und als Basislinie für den Stoffwechsel verwendet. Messungen über einen Zeitraum von 4 bis 6 Stunden ergaben keine weiteren Veränderungen dieses Plateaus. Die Werte blieben auch zwischen den Messungen weitgehend stabil, so daß die Ruhewerte einzelner Individuen wenig streuen (Tab. 5.4). Die Ruhewerte zeigten keine Abhängigkeit von der Tageszeit. Die Nachtwerte waren bei allen Tieren etwas niedriger als die Tagwerte, die Unterschiede waren jedoch nicht signifikant (ANOVA, n.s.). Der Ruheumsatz der Eiderenten betrug im Mittel 4 Watt/kg, bei signifikanten Unterschieden zwischen den einzelnen Tieren (ANOVA, $P < 0,0001$). Der gemessene Ruheumsatz ist etwa 30% höher als der mit der allometrischen Beziehung von Lasiewski & Dawson (1967) ermittelte Grundstoffwechsel (Basal Metabolic Rate, BMR). Er liegt aber etwa in der Größenordnung der von Jenssen et al. (1989) gemessenen Werte.

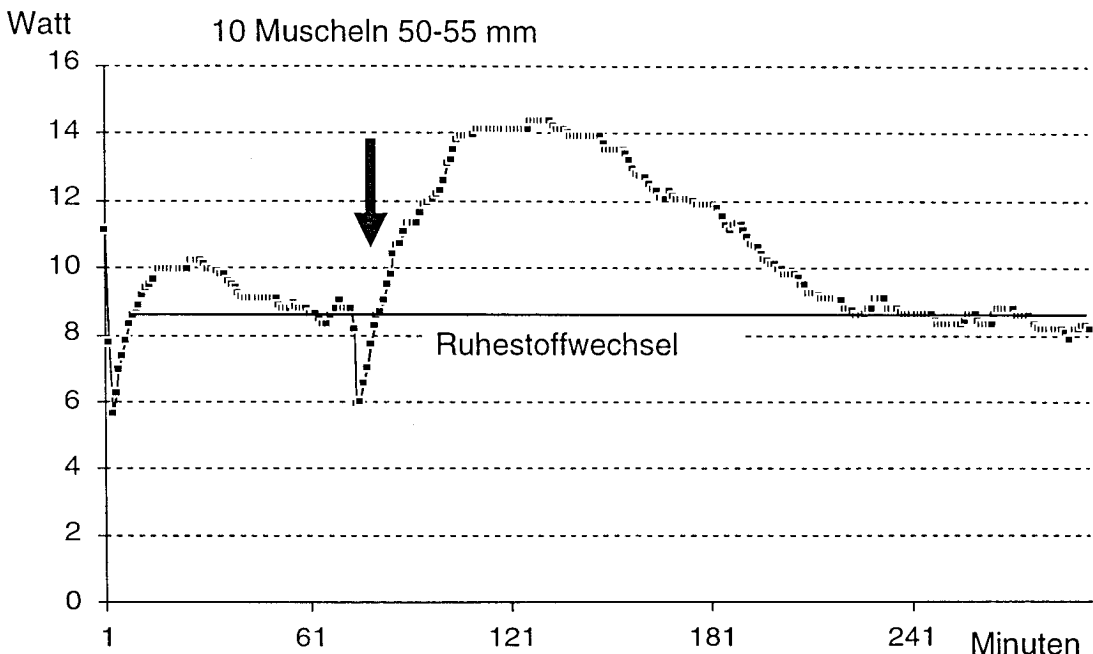


Abb. 5.8: Reaktion des Stoffwechsels auf die Nahrungsaufnahme. Beispiel eines Experiments mit einem adulten Eiderentenmännchen dem 10 Miesmuscheln gegeben wurden.

Fig. 5.8: Metabolic response to food intake. Demonstration of the changes in the metabolic rate in an experiment when an adult eider was given 10 mussels.

Die Ruhewerte stiegen mit sinkenden Temperaturen in der Meßkammer an (Abb. 5.9) und erreichten bei -25°C etwa 140% des Ruheumsatzes. Die Werte entsprechen weitgehend den Ergebnissen von Jenssen et al. (1989).

Der Stoffwechsel von Eiderenten stieg nach der Nahrungsaufnahme stark an und blieb über einen Zeitraum von zwei bis fünf Stunden erhöht. Der Energieumsatz für die Verdauung von Muschelfleisch (Spezifisch Dynamische Wärme (SDW)) stieg linear zu der Menge aufgenommenen Nahrung an (Abb. 5.10). Der enge lineare Zu-

Tab. 5.4: Gewichte und Ruhestoffwechsel der bei den Sauerstoffverbrauchsmessungen verwendeten Eiderenten (Mittelwert und Standardabweichung).

Tab. 5.4: Weight and resting metabolic rates of eiders used in the experiments (mean and standard deviation).

	Gewicht (g)	Ruhestoffwechsel (W/kg)	n
adultes Männchen I	1900 ± 46	$3,89 \pm 0,23$	14
juveniles Männchen I	1915 ± 63	$4,34 \pm 0,15$	12
Weibchen	1756 ± 56	$4,25 \pm 0,26$	10
adultes Männchen II	2238 ± 45	$3,76 \pm 0,39$	8
juveniles Männchen II	2028 ± 32	$4,03 \pm 0,21$	7
Mittelwert		4,05	
BMR nach Lasiewski & Dawson (1967)		3,1 W/kg	
BMR nach Jenssen et al. (1989)		3,68 W/kg	

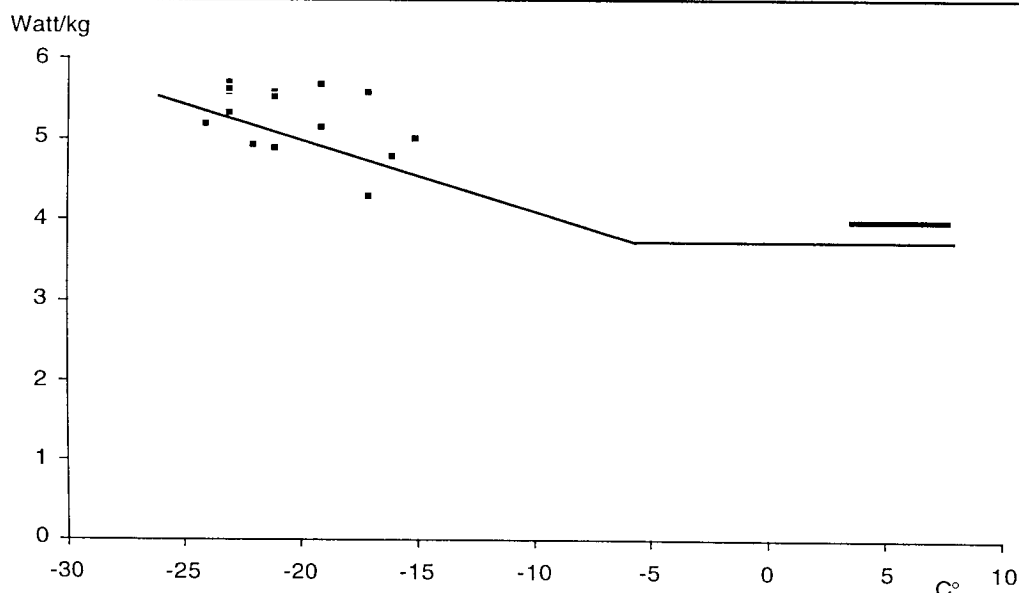


Abb. 5.9: Stoffwechselrate von Eiderenten bei unterschiedlichen Umgebungstemperaturen. Die Punkte geben die Ergebnisse eigener Messungen an, die durchgezogene Linie den von Jenssen et al. (1989) angegebenen Mittelwert. Die fettgedruckte Linie zeigt den Mittelwert eigener Messungen im Temperaturbereich 5 - 10°C .

Fig. 5.9: Metabolic rates of eiders in relation to ambient temperatures. The dots indicate results of measurements, the line average values of Jenssen et al. (1989). The thick line indicates mean values of measurements for temperatures from 5 to 10°C .

sammenhang bestätigt die Eignung der Methode für die Untersuchungen. Im Mittel wurde 14% ($\pm 0,4$; $n=9$) der aufgenommenen Energiemenge für die Verdauung des Muschelfleisches aufgewendet.

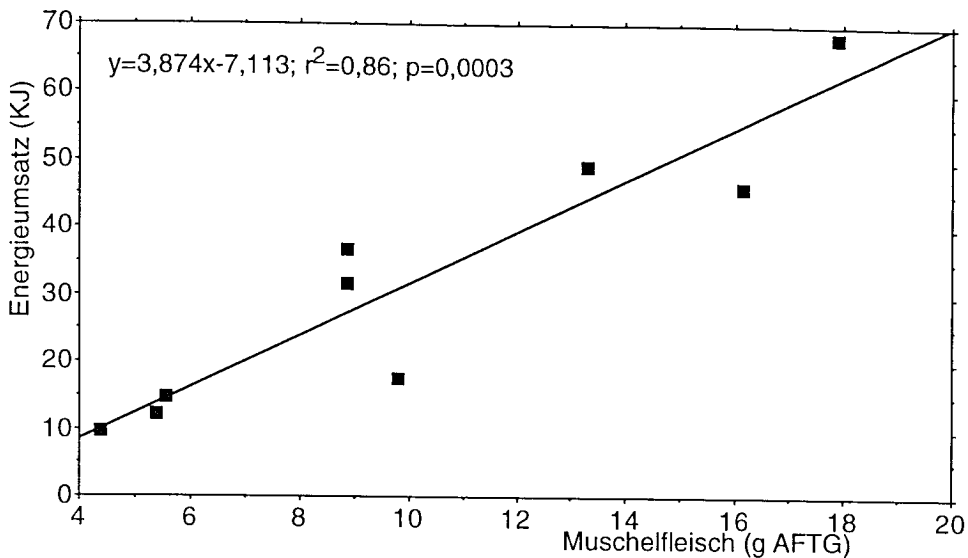


Abb. 5.10: Energieumsatz in Bezug zur Aufnahme von Muschelfleisch. Aufgetragen ist der Energieumsatz oberhalb des Ruhestoffwechsels gegen die Menge aufgenommenen Muschelfleisches.

Fig. 5.10: Energy expenditure in relation to the intake of mussel flesh. The figure shows the energy expenditure above resting level in relation to the amount of ingested mussel flesh.

Der Energieumsatz für die Verarbeitung ganzer Muscheln stieg exponentiell zur Muschellänge an (Abb. 5.11). Die Beziehung zwischen Energieumsatz und Muschellänge wird am besten durch die Gleichung

$$\ln E_{\text{Muschel}} = 3,737 \ln L - 12,815; r^2 = 0,97; p = 0,0001; n = 35$$

beschrieben, wobei E =Energieumsatz und L =Muschellänge sind.

Der Verlauf der Stoffwechselrate läßt keine Trennung des Energieumsatzes für die Verdauung des Muschelfleisches vom Energieaufwand für die Verarbeitung der Muschelschalen zu. Bei beiden Experimenten (Muschelfleisch oder intakte Muscheln) erreichte der Stoffwechsel der Eiderenten regelmäßig den doppelten, gelegentlich den dreifachen Wert des Ruheumsatzes. Die maximale Stoffwechselrate steigt mit der Menge und der Länge der aufgenommenen Muscheln an (Multiple Regression, $r^2=0,13$, $p=0,049$; x_1 =Menge (g AFTG), $r^2=0,01$, $p=0,043$; x_2 =Länge, $r^2=0,057$, $p=0,015$). Der Höchstwert der Stoffwechselrate betrug im Mittel 190% des Ruhewertes.

Zieht man von den Werten für die Verarbeitung ganzer Muscheln, entsprechend

dem Fleisch- und Wassergehalt der Muscheln, die Kosten für die Verdauung des Muschelfleisches und des Salzumsatzes (s. Kap. 6) ab, erhält man die Kosten für die mechanische Verarbeitung der Muschelschalen. Diese steigen exponentiell zur Länge der Muscheln an und folgen der Gleichung

$$\ln E_{\text{Schalen}} = 4,346 \ln L - 15,822; r^2 = 0,90; p = 0,0001, n = 35;$$

wobei E =Energieumsatz und L =Muschellänge sind.

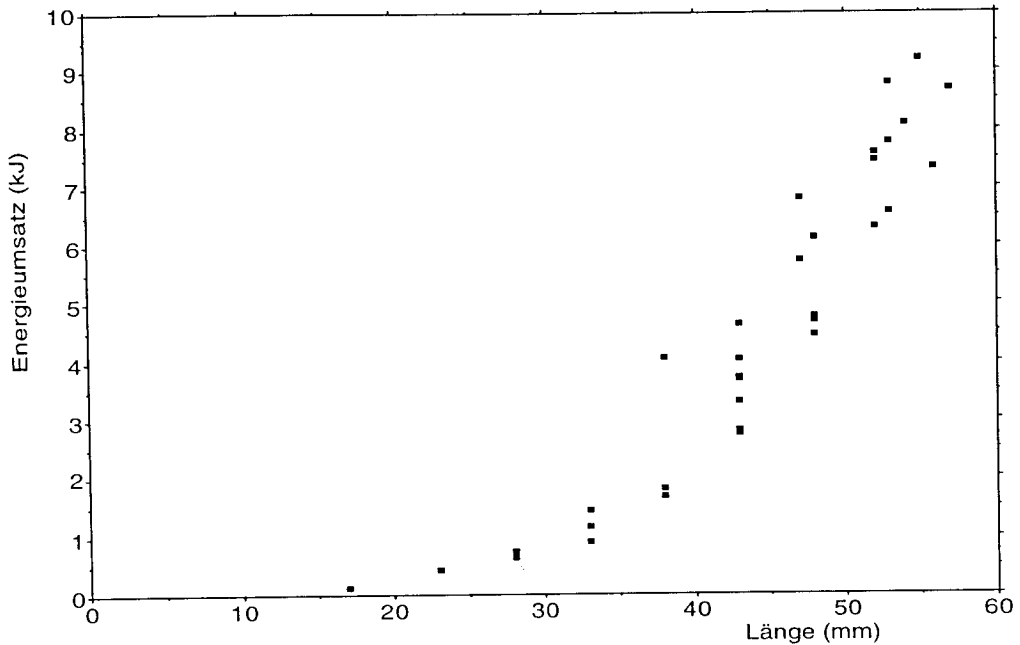


Abb. 5.11: Energieumsatz für die Verarbeitung von Miesmuscheln. Angegeben ist der Energieumsatz oberhalb des Ruhewertes für die Verarbeitung ganzer Miesmuscheln unterschiedlicher Länge.

Fig. 5.11: Energy expenditure for the digestion of whole mussels. The figure shows the energy expenditure above resting level in relation to mussel length.

Die Kosten der mechanischen Verarbeitung der Muschelschalen folgen einer linearen Beziehung zum Schalengewicht:

$$E_{\text{Schalen}} = 0,643 \text{SG} - 0,317; r^2 = 0,79; p = 0,0001; n = 35;$$

wobei E =Energieumsatz und SG =Schalengewicht sind.

Die mechanische Schalenverarbeitung ist der wichtigste größenabhängige Faktor für die energetischen Kosten der Nahrungsverarbeitung. Auf die Kosten für die Verdauung des Muschelfleisches entfällt ein gleichbleibender Anteil der aufgenommenen Nahrungsmenge und das Verhältnis von Salz zu Muschelfleisch verändert sich nur wenig größenabhängig (Abb. 6.5). Der Anteil der Schalenverarbeitung an den

Gesamtkosten für die Nahrungsverarbeitung steigt im Bereich der in den Experimenten verwendeten Muschelgrößen von 30% auf 55% an.

Mit zunehmender Muschelgröße entfällt ein steigender Anteil der aufgenommenen Energie auf die Nahrungsverarbeitung. Entsprechend des Fleischgehaltes, der für die Experimente verwendeten Muscheln, stiegen die relativen Kosten von 20% der aufgenommenen Energiemenge bei 20mm langen Muscheln auf 35% bei 55mm langen Muschel an (Abb. 5.12). Der größte Teil des Energieumsatzes entfiel bei kleinen Muscheln auf die Verdauung des Muschelfleisches, bei großen Muscheln dagegen auf die mechanische Verarbeitung der Schalen.

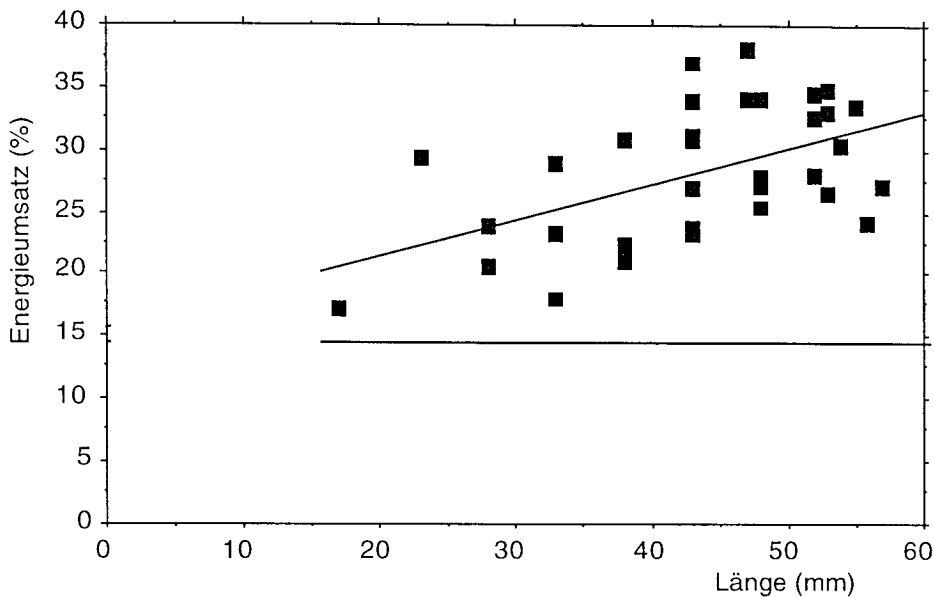


Abb. 5.12: Anteil des Energieumsatzes für die Verarbeitung ganzer Muscheln an der Menge aufgenommener Energie. Die waagerechte Linie kennzeichnet den Anteil für die Verdauung des Muschelfleisches (SDW).

Fig. 5.12: Proportion of ingested energy expended for digestion of whole mussels. The horizontal line indicates the proportion for the digestion of the mussel flesh (SDA).

Der Energieumsatz für die Verarbeitung aufgenommener Nahrung oberhalb des Ruhewertes nahm mit sinkenden Umgebungstemperaturen ab (Abb. 5.13). Der Anstieg des Ruhewertes mit sinkenden Temperaturen addierte sich nicht zum Energieumsatz für die Nahrungsverarbeitung. Bei Temperaturen von -20°C betrug der Anstieg des Stoffwechsels bei der Verarbeitung von Muscheln mit 43mm Länge nur etwa 40% des Wertes bei 10°C und bei der Verdauung von Muschelfleisch etwa 50% des Wertes bei 10°C . Der Energieumsatz, der für die Verarbeitung und Verdauung von Nahrung aufgewendet wird, leistet demnach einen Beitrag für die Thermoregulation.

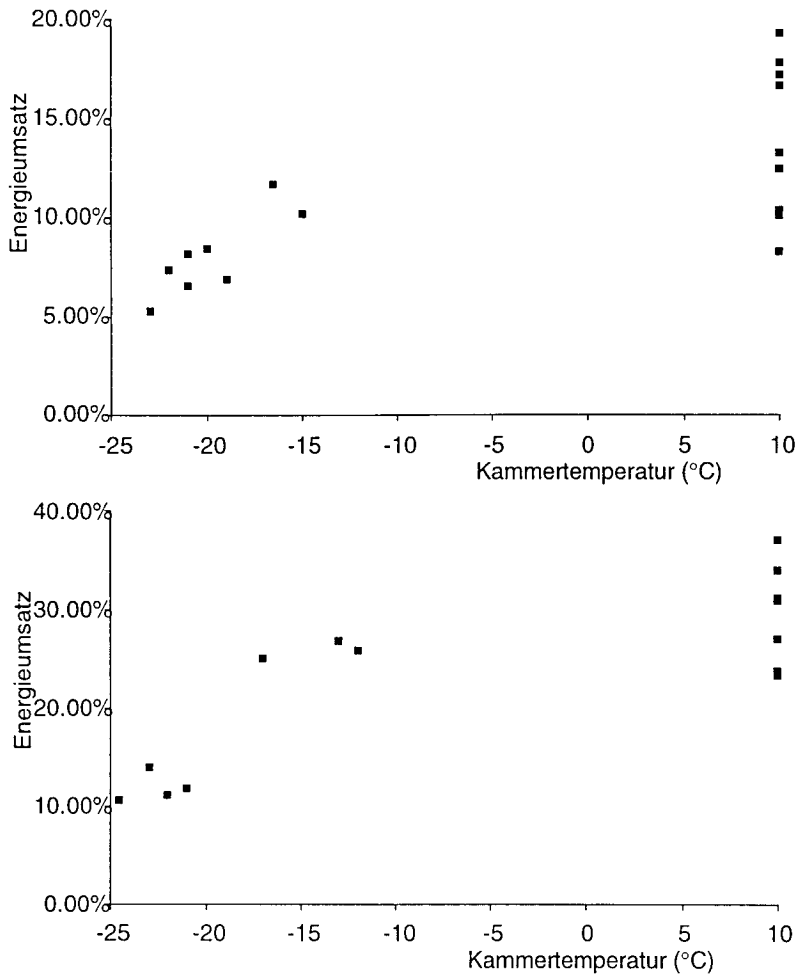


Abb. 5.13: Einfluß der Temperatur auf den Energieumsatz für die Verarbeitung von Muschelfleisch (oben) und intakten Muscheln mit 43mm Länge (unten). Angegeben ist der Anteil des Energieumsatzes oberhalb des Ruhewertes an der aufgenommenen Energiemenge.

Fig. 5.13: Energy expenditure for digestion of mussel flesh (upper figure) and whole mussels of 43mm length (lower figure) in relation to ambient temperatures. The figures show the energy expenditure for digestion above resting level as a proportion of energy intake.

Die Geschwindigkeit der Nahrungsverarbeitung, gemessen als die Dauer erhöhten Energieumsatzes, lag bei intakten Muscheln mit 0,75 kJ/Minute ($\pm 0,18$, $n=35$) signifikant unter dem Wert für Muschelfleisch von 1,44 kJ/Minute ($\pm 0,38$, $n=9$) (U-test, $p<0,0001$). Innerhalb der Werte für intakte Muscheln bestand jedoch keine signifikante Beziehung der Verdauungsgeschwindigkeit zur Länge der Muscheln (Abb. 5.14). Auch zwischen dem Zeitpunkt der höchsten Stoffwechselrate und der Muschellänge wurde keine signifikante Beziehung gefunden. Das Fehlen einer Beziehung zwischen Muschellänge und Verdauungsgeschwindigkeit entspricht dem Befund, daß sich das Verhältnis von Schalengewicht zu Fleischgewicht längenabhängig nur wenig verschiebt.

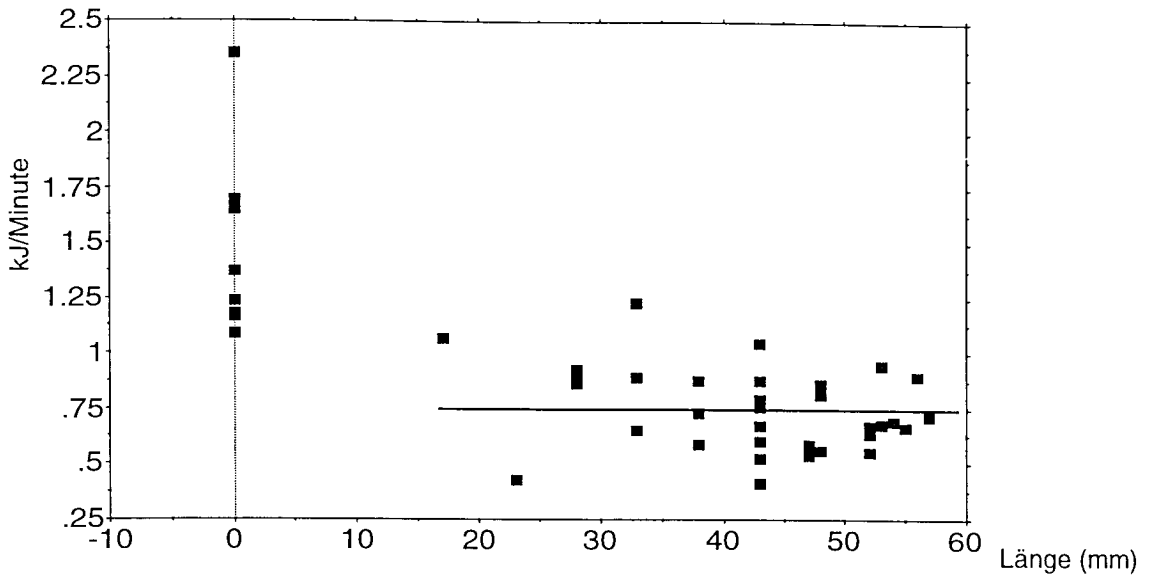


Abb. 5.14: Verdauungsgeschwindigkeit nach der Aufnahme von Muschelfleisch und unterschiedlich großen Miesmuscheln. Auf der Y-Achse ist die Menge aufgenommener Nahrung, geteilt durch die Zeit erhöhten Stoffwechsels nach der Nahrungsaufnahme, angegeben. Als Nullwert sind die Ergebnisse der Experimente mit Muschelfleisch angegeben.

Fig. 5.14: Digestion speed in relation to mussel length. The y-axis gives the amount of energy ingested per time of elevated metabolic rate. Experiments with mussel flesh are give as 0 mm length.

5.6 Berechnung der Energieausnutzung

Die Energieausnutzung oder energetische Effizienz der Nahrungsaufnahme beschreibt den Energiegewinn durch die Nahrungsaufnahme relativ zu den Kosten der Nahrungssuche und internen Nahrungsverarbeitung. Tabelle 5.5 zeigt ein Rechenbeispiel über die energetischen Einnahmen und Ausgaben der Nahrungssuche. Für die einzelnen Variablen wurden folgende Werte angenommen:

Energiegehalt/Muschel: Entsprechend der ermittelten Längen-Gewichts-Beziehung der bei den Messungen verwendeten Miesmuscheln wurde der Gehalt organischer Trockensubstanz (AFTG) berechnet. Der Energiegehalt beträgt 21,55kJ/g AFTG (Swennen 1976).

Spezifisch Dynamische Wärme (SDW): Entsprechend den Ergebnissen eigener Messungen (s.o.) wird von 14% der aufgenommenen Energiemenge ausgegangen.

Schalenknacken: Die Kosten der mechanischen Verarbeitung der Schalen werden mit der ermittelten Gleichung (s.o.) berechnet.

Salzumsatz: Die Kosten des Salzumsatzes wurden auf 1,5 kJ/g berechnet (s. Abb. 6.2). Die Salzaufnahme wurde über den Wassergehalt der Muscheln (s. Abb. 6.4) berechnet.

Tab. 5.5: Energetische Kosten für Nahrungserwerb und Nahrungsverarbeitung bei Eiderenten.Tab. 5.5: Energy costs of foraging and digestion in eiders.**Einnahmen**

Energiegehalt/Muschel (43mm)	12,3 kJ
(assimiliert werden 75%, bleiben	9,2 kJ)

Ausgaben

SDW	1,7 kJ
Schalenknacken	1,7 kJ
Salzumsatz (1,5 kJ/g)	0,4 kJ
 Aufwärmen der Muschel	 0,8 kJ
 Tauchkosten (5 x BMR)	 0,8 kJ
Muschelbearbeitung (2 x BMR)	0,3 kJ

Aufwärmen der Muscheln: Aufgenommene Muscheln werden im Verdauungstrakt der Eiderenten auf Körpertemperatur erwärmt. Für die Erwärmung eines Gramms Wassers um ein Grad müssen 4,17 Joule aufwendet werden. Da Miesmuscheln etwa 45% Schalen enthalten, die eine geringere Wärmekapazität als Wasser haben, wurde von einem Energiebedarf von 3,5 Joule pro Gramm Muschel und Grad Temperaturdifferenz ausgegangen. Das Lebendnaßgewicht wurde anhand der ermittelten Beziehung (s.o.) berechnet. Im angegebenen Fall (Tab. 5.6) wurde eine Temperaturdifferenz von 40° C angenommen.

Assimilationsverlust: Nur ein Teil der mit der Nahrung aufgenommenen Energie fließt tatsächlich dem Stoffwechsel eines Vogels zu. Die Assimilationseffizienz für karnivore Vögel wird von Castro et al. (1989) und Karasov (1990) mit 75% angegeben. Cantin et al. (1974) ermittelten diesen Wert für Eiderenten, die Pelletfutter erhielten. In den genannten Übersichten finden sich jedoch keine Untersuchungen über Vögel, die intakte Mollusken verzehren. Beim Knutt (*Calidris canutus*) fand Piersma (1994) für mehrere Mollusken relativ niedrige Assimilationseffizienzen, die jedoch vermutlich auf die sehr kurze Retentionszeit bei dieser Art zurückzuführen sind. Daher wurde von 75% Assimilationseffizienz ausgegangen.

Tauchkosten: Der Energieumsatz tauchender Eiderenten wurde bislang nicht gemessen. Untersuchungen an Tauchenten (*Aythya fuligula* und *A. affinis*) ergaben Tauchkosten - berechnet für den gesamten Tauchzyklus - zwischen dem Zwei- und Vierfachen des Grundumsatzes (Woakes & Butler 1983, Bevan & Butler 1992, Stephenson 1994). Die eigentlichen Tauchkosten liegen demnach beim Drei- bis Sechsfachen des Grundumsatzes. Wichtigste Einflußgrößen auf den Energieumsatz beim Tauchen sind der Auftrieb, die Wassertemperatur und das Verhalten des Vogels (Abtauchgeschwindigkeit, Fortbewegung am Grund) (Stephenson et al. 1989,

Lovvorn et al. 1991, Bevan & Butler 1992, Lovvorn & Jones 1991 a und b, Wilson et al. 1992, Stephenson 1993 und 1994). Der Energieumsatz beim Tauchen steigt mit sinkenden Wassertemperaturen an (Bevan & Butler 1992). Der Auftrieb einer Eiderente beträgt etwa 9 N (Lovvorn & Jones 1992, Wilson et al. 1992). Der gewichtsspezifische Auftrieb liegt damit in der Größenordnung der Tauchenten. Für Eiderenten wurde ein Energieaufwand für das Tauchen vom Fünffachen des Grundumsatzes im Winter und vom Vierfachen im Sommer angenommen .

Muschelbearbeitung: Es wird angenommen, daß der Energieaufwand für das Lösen von Muscheln etwa dem Doppelten des Grundumsatzes entspricht. Wooley & Owen (1978) geben diesen Wert für das Baden bei Dunkelenten (*Anas rubripes*) an.

Nach diesen Berechnungen beträgt der Energiegewinn nur etwa 30% der aufgenommenen Energiemenge. Dem Energiegewinn von 3,5 kJ stehen Aufwendungen von 5,7 kJ gegenüber, weitere 3,1 kJ werden nicht assimiliert. Besondere Bedeutung für die Energieausnutzung hat der Aufwand für das Schalenknacken, dessen Anteil am Energieumsatz mit zunehmender Muschelgröße steigt. Die anderen Kosten umfassen weitgehend konstante Anteile der aufgenommenen Energiemenge. Der Energieaufwand für das Tauchen und das Bearbeiten der Muschel ist größenunabhängig; vorausgesetzt, daß bei jedem Tauchgang nicht mehr als eine Muschel aufgenommen wird.

Die Messungen des Energieumsatzes bei niedrigen Temperaturen zeigten, daß der Energieumsatz für die Nahrungsverarbeitung einen Beitrag für die Thermoregulation leisten kann. Vögel können Wärme - sieht man von der Verdauung ab - nur durch Muskelbewegung erzeugen (Marsh & Dawson 1989). Die Kosten der Nahrungsverarbeitung können also obligatorische Kosten für die Thermoregulation ersetzen. Dies läßt sich auch so formulieren, daß die Kosten für die Nahrungsverarbeitung bei niedrigen Umgebungstemperaturen sinken. Aufgrund der Ergebnisse eigener Messungen (Abb. 5.13) wird von einer 50-prozentigen Kompensation bei -20° C ausgegangen. Der Stoffwechsel einer Eiderente bei -20°C Lufttemperatur entspricht dem einer Eiderente, die bei 5° C Wassertemperatur ruhig schwimmt (Jenssen et al. 1989). Die Meßwerte entsprechen somit einer Standardsituation im Freiland.

Die energetischen Kosten der Nahrungsverarbeitung verändern sich daher in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur. Dies beeinflusst vor allem die Energieausnutzung bei der Aufnahme relativ großer Muscheln, bei denen ein hoher Anteil der Gesamtkosten auf das Schalenknacken entfällt (s. Abb. 5.12). Die relative Energieausbeute großer Muscheln (>40mm) liegt unter Winterbedingungen, wenn 50% des Energieumsatzes für Verdauung und Schalenknacken für Thermoregulation kompensieren, höher als unter Sommerbedingungen, wenn die bei der internen Nahrungsverarbeitung entstehende Wärme nicht genutzt werden kann. Als Som-

merbedingungen werden Umgebungstemperaturen oberhalb der Thermoneutralzone (in Luft $-4,5^{\circ}\text{C}$, in Wasser 15°C (Jenssen et al. 1989)) betrachtet, als Winterbedingungen Temperaturen unterhalb der Thermoneutralzone.

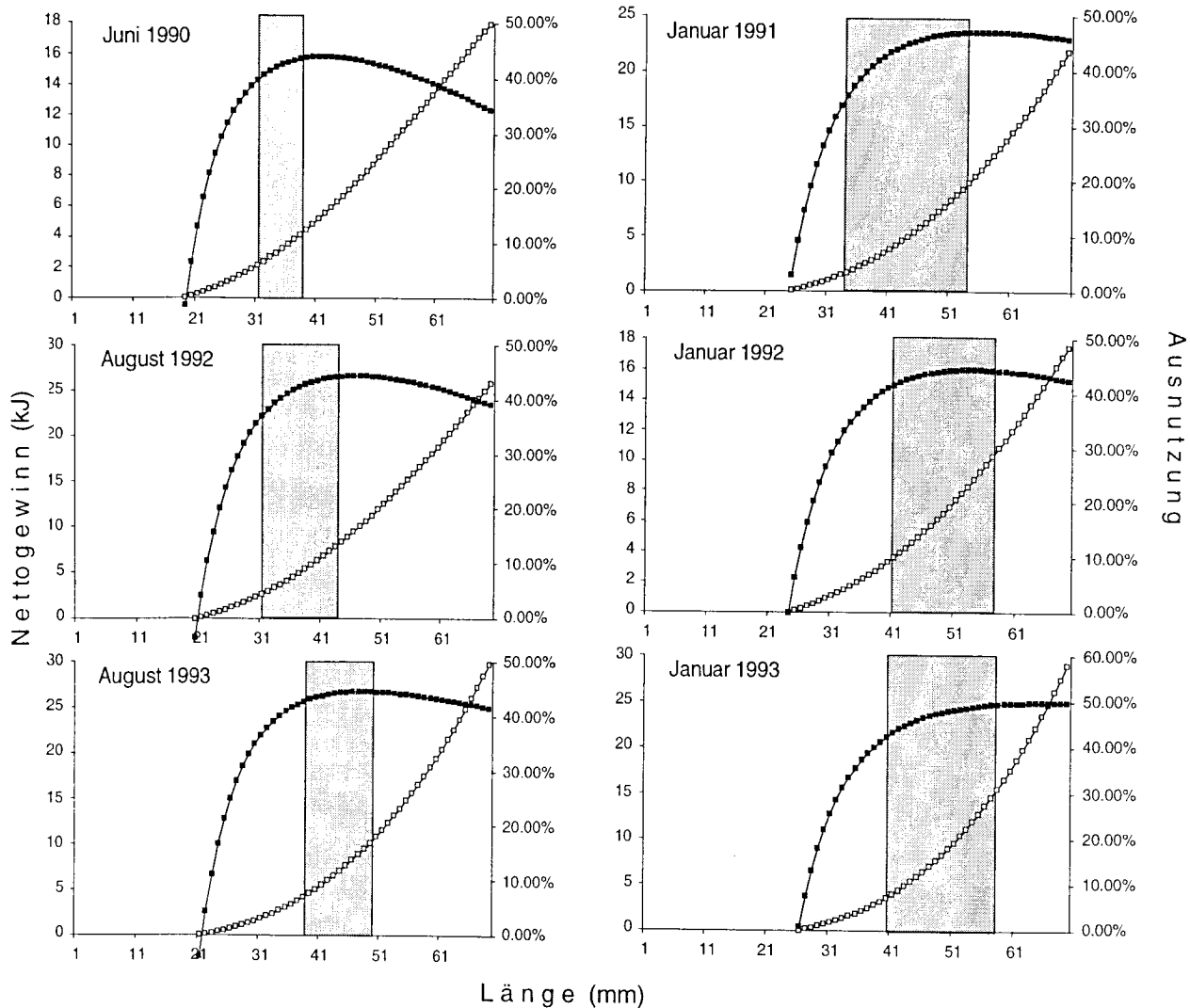


Abb. 5.15: Energieausnutzung als Funktion der Muschellänge für tauchende Eiderenten. Die Abbildungen zeigen den Nettoenergiegewinn (assimilierte Energie minus Kosten für Nahrungserwerb und Nahrungsverarbeitung, weiße Quadrate, linke Y-Achsen) und die Energieausnutzung (Nettogewinn/Energiegehalt der Muschel, schwarze Quadrate, rechte Y-Achsen). Die schattierten Bereiche kennzeichnen die 50%-Quartile der zu dem jeweiligen Zeitraum aufgenommenen Muscheln. Siehe Text für die Berechnungsgrundlagen.

Fig. 5.15: Energy utilization in diving eiders as a function of mussel length. The figures show net energy gains (assimilated energy minus foraging and digesting costs, white dots, left y-axis) and energy utilization (Net energy gain/energy content of mussel, black dots, right y-axis). The shaded areas indicate the 50% quartile of mussels selected by eiders for each date. Costs of digestion (SDA and shell crushing) were calculated from measurements, data of foraging costs (diving and handling) were taken from literature. For the winter months it was assumed that SDA and shell crushing substitute for thermoregulation by 50% and that eiders have to heat the mussels by 40°C . The assimilation efficiency was assumed to be 75%.

Mit diesen Daten können die saisonalen Unterschiede in der Energieausnutzung

muschelfressender Eiderenten berechnet werden (Abb. 5.15). Der Nettogewinn bei einer 45mm Muschel liegt im Sommer, wenn der Fleischgehalt hoch ist, um etwa 50% höher als im Winter. Die Ausnutzung der aufgenommenen Energie liegt jedoch zu beiden Zeiten bei etwa 40 - 50%. Ein Energiegewinn wird bei tauchender Nahrungssuche nur mit Muscheln, die größer als 20 mm (Sommer) bzw. 25mm (Winter) sind erzielt. Eiderenten wählen Miesmuscheln, bei denen ein Gewinn von mehr als 40% der aufgenommenen Energiemenge erzielt wird.

5.7 Diskussion

Eiderenten wählten im Königshafen aus einem weiten Spektrum bestimmte Muschelgrößen aus. Die gewählten Größen und der Grad der Selektivität veränderte sich im Jahresverlauf (Abb. 5.1 und 5.2). Die Ergebnisse aus dem Königshafen heben sich deutlich von anderen Studien über die Größenselektion Miesmuschel-fressender Eiderenten ab (Tab. 5.6). In den meisten Untersuchungen sind jedoch keine Angaben über die Struktur des Nahrungsangebots zu finden. Aussagen über die Selektivität der Eiderenten sind dann nicht möglich, da die aufgenommenen Muschelgrößen möglicherweise nur die Struktur des Nahrungsangebots widerspiegeln. In zwei Untersuchungen aus der Kieler Bucht wurde einmal keine Selektion bestimmter Größen (Kirchhoff 1979) und einmal eine Bevorzugung der größeren Muscheln aus dem angebotenen Spektrum (Meißner 1992) deutlich. Eine Selektion bestimmter Größen erfolgt jedoch oft durch die Wahl des Nahrungsgebietes, in dem dann unselektiv gefressen wird (Nehls 1991). Eiderenten nehmen eine bemerkenswert weite Spanne unterschiedlich großer Muscheln auf. 10mm lange Miesmuscheln, von denen sich Eiderenten im St. Lawrence Ästuar ernähren, enthalten nur 1% des Muschelfleischs von 52mm langen Miesmuscheln, von denen sich die Eiderenten im

Tab. 5.6: Größen von Miesmuscheln, die in unterschiedlichen Gebieten von Eiderenten gefressen wurden.

Tab. 5.6: Sizes of mussels taken by eiders in various regions.

Gebiet	mittlere Länge (mm)	Quelle
Ostsee, Kieler Bucht	15	Kirchhoff 1979
Ostsee, Kieler Bucht	22	Meißner 1992
Ostsee, Kieler Bucht	ca. 20	Kallenborn et al. 1994
Ostsee, Stockholm	15-21	Nyström et al. 1991
Ostsee, Skagerrak	17	Nyström et al. 1991
Tromsø, Norwegen	14	Bustnes & Erikstad 1990
St. Lawrence, Kanada	10	Guillemette et al. 1992
Ythan, Schottland	18	Milne & Dunnet 1972
Firth of Forth, Schottland	15-25	Player 1971
Nordfriesisches Wattenmeer	31-44	Nehls 1991
Königshafen	32-53	diese Arbeit

Königshafen ernähren. Daraus folgt, daß neben der Wahl bestimmter Größen Anpassungen der Aufnahmerate notwendig sind, um den täglichen Nahrungsbedarf zu decken. Im Königshafen erzielen Eiderenten mit unterschiedlich großen Miesmuscheln eine etwa konstante Nahrungsaufnahme (Tab. 5.1 und 5.2). Die entscheidende Frage ist jedoch, ob sie mit unterschiedlichen Größen auch den gleichen Energiegewinn pro Zeiteinheit erzielen können, denn die Kosten für die interne Nahrungsverarbeitung steigen mit der Größe der Muscheln an (Abb. 5.12). Die Optimierung der Nahrungsaufnahme bei Eiderenten erfordert daher eine Balance zwischen Aufnahme- und Verarbeitungsgeschwindigkeit und der Ausnutzung der aufgenommenen Energiemenge. Im Folgenden soll zunächst die Bedeutung der Energieausnutzung behandelt werden, bevor die entsprechenden Verhaltensstrategien diskutiert werden.

5.7.1 Energieausnutzung

Die energetischen Kosten der Nahrungsaufnahme gliedern sich in die Kosten für den Nahrungserwerb (Gründeln oder Tauchen, Bearbeitung, Verschlucken) und in die Kosten für die Nahrungsverarbeitung (Erwärmen der Nahrung, Schalenknacken, Salzumsatz, Verdauung). Ein Teil der Kosten für die interne Nahrungsverarbeitung ist ein konstanter Anteil der aufgenommenen Nahrung und kann nicht minimiert werden. Dies betrifft direkt die Verdauung des Muschelfleisches, dessen energetischer Aufwand (Spezifisch Dynamische Wärme (SDW)) von der Zusammensetzung der Nahrung abhängt. Unter SDW werden die mechanischen und biochemischen Kosten der Verdauung zusammengefaßt (Jobling 1983). Ihre Höhe hängt von der Zusammensetzung der Nahrung ab und ist für Fett niedriger als für Protein und Kohlenhydrate (Peters 1983, Poehlmann & Horton 1989). Die Verdauungskosten für Muschelfleisch entsprechen mit 14% der aufgenommenen oder 19% der assimilierten Energiemenge weitgehend den Ergebnissen anderer Untersuchungen. Seeotter (*Enhydra lutris*) verbrauchten 10% der aufgenommenen Energiemenge für die Verdauung von Muschelfleisch und 13% für die Verdauung von Tintenfisch (Costa & Kooyman 1984), Seehunde (*Phoca vitulina*) 15-17% der aufgenommenen Energiemenge für die Verdauung von Fisch (Markussen et al. 1994), Turmfalken (*Falco tinnunculus*) verbrauchten 17% der assimilierten Energiemenge für die Verdauung von Mäusen (Masman et al. 1989). Zum Teil deutlich höhere Kosten wurden bei Herbivoren gemessen: 40% der assimilierten Energiemenge beim Bisam (*Ondatra zibethicus*, MacArthur & Campbell 1994), aber nur 20% der assimilierten Energiemenge bei Ringelgänsen (*Branta bernicla*, Sedinger et al. 1992).

Ein wichtiger Aspekt der SDW ist, daß sie Kosten für die Thermoregulation ersetzen kann. Die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen weisen eine Kompensation von 50% bei Temperaturen unter -20°C aus (Abb. 5.13). Entsprechende Werte wurden

für Turmfalken (Masman et al. 1989) ermittelt. Eine Kompensation der SDW mit der Thermoregulation geben auch Simek (1974), Costa & Kooyman (1984), Meienberger & Dauberschmidt (1992) und MacArthur & Campbell (1994) an. Bislang ist jedoch unklar, welche Faktoren die Rate der Kompensation beeinflussen. Kleiber (1961) vermutete eine vollständige Substitution, wenn der Wärmebedarf eines Tieres die Wärmeproduktion durch SDW übersteigt. Masman et al. (1989) gehen dagegen von einem konstanten Anteil auch bei unterschiedlichen Temperaturen unterhalb der Thermoneutralzone aus. Die eigenen Daten geben dazu keine Hinweise. Grundsätzlich sollte die Wärmebildung im Körperkern jedoch optimal für die Thermoregulation zu nutzen sein, da sie, anders als bei der Lokomotion, den Wärmefluß zur Umgebung nicht verstärkt. Die Höchstwerte des Stoffwechsels für SDW steigen jedoch mit der Menge aufgenommenen Muschelfleisches an und übertreffen zeitweise die für die Thermoregulation notwendige Leistung. Eine vollständige Nutzung der Wärmeproduktion ist dann nicht möglich.

Wichtigste größenabhängige Variable sind die Kosten für die mechanische Verarbeitung der Muschelschalen, die über 50% der mit der Nahrungsaufnahme verbundenen Kosten betragen können. Verschiedene andere Untersuchungen hatten bereits ergeben, daß die Stabilität von Muschelschalen exponentiell zur Muschellänge steigt (Norton-Griffiths 1967, Prejs et al. 1990, Meire 1993, Piersma et al. 1993a). Bei Plötzen (*Rutilus rutilus*) erwies sich der Aufwand zum Schalenknacken als wichtiges Kriterium für die Größenselektion bei Wandermuscheln (*Dreissena polymorpha*) (Prejs et al. 1990). Der Aufwand für das Schalenknacken ist ebenfalls ein wichtiges Element bei der Größenselektion muschelfressender Austernfischer (*Haematopus ostralegus*), die das Problem jedoch dadurch lösen, daß sie dünn-schalige Muscheln auswählen und die schwächste Stelle der Muscheln attackieren (Norton-Griffiths 1967, Durell & Goss-Custard 1984, Meire & Eryvynck 1986, Sutherland & Ens 1987, Cayford & Goss-Custard 1990, Meire 1993). Die energetischen Kosten für das Schalenknacken wurden bislang bei keiner anderen Vogelart direkt gemessen, so daß keine Vergleiche bezüglich der anteiligen energetischen Kosten für diesen Teil der Nahrungsverarbeitung möglich sind.

Die mechanische Verarbeitung der Schalen leistet wiederum einen Beitrag für die Thermoregulation. Eine Kompensation ist jedoch nur dann möglich, wenn ein Wärmebedarf besteht, die Umgebungs- (Wasser-) temperaturen also unterhalb der Thermoneutralzone liegen. Dann muß jedoch auch Energie für die Erwärmung der Nahrung aufgewendet werden, deren Temperatur identisch mit der Wassertemperatur ist. In thermoneutraler Umgebung entstehen vermutlich keine Kosten für die Erwärmung der Nahrung, auch wenn die Temperatur der Nahrung nicht Körpertemperatur erreicht, da die Eiderenten dann einen Wärmeüberschuß haben. Bei großen Muscheln entfällt ein Drittel der Gesamtkosten der Ernährung auf die Erwärmung der Nahrung. Bei 4°C Wassertemperatur errechnen sich für die Muscheln des Königshafens Kosten von 20% der assimilierten Energiemenge für 20mm lange Mu-

scheln und 12% für 50mm lange Muscheln. Auch bei einem hohen Fleischgehalt der Muscheln, wie im Königshafen gegeben, liegen die relativen Kosten für die Erwärmung der Nahrung teilweise deutlich über den Kosten, die bei der Ernährung mit Crustaceen oder Fisch anfallen (10-13%, Wilson & Culik 1991). Die Wärmeproduktion bei der mechanischen Verarbeitung der Schalen und der Verdauung übersteigt den Energiebedarf für die Erwärmung der Nahrung deutlich (Tab. 5.5). Der Energieumsatz für die Schalenverarbeitung ist bei niedrigen Umgebungstemperaturen nicht vollständig als Energieverlust zu bilanzieren, da er obligatorische Kosten für die Thermoregulation ersetzen kann. Große Muscheln sind daher im Winter profitabler als im Sommer (s. Abb. 5.15).

Der Anteil des Energieumsatzes für die Nahrungverarbeitung, der für die Thermoregulation bei niedrigen Umgebungstemperaturen genutzt werden kann, bestimmt zugleich die saisonalen Unterschiede in der Größenselektion. Diese wird auch von saisonalen Veränderungen im Fleischgehalt der Muscheln bestimmt. Die Bevorzugung kleiner Muscheln im Frühjahr spiegelt vermutlich den Rückgang im Fleischgehalt großer Muscheln wider, die in dieser Zeit laichen. Die eigenen Untersuchungen zum Fleischgehalt der Miesmuscheln haben diese Veränderungen nicht erfaßt, da die Probenabstände zu groß waren. Untersuchungen in anderen Teilen des Wattenmeeres und anderen Gebieten zeigten jedoch, daß der Fleischgehalt großer Muscheln (40-70mm) durch das Abbläichen um über 50% zurückgehen kann, während er bei kleinen Muscheln, die nicht laichen, konstant bleibt (Zandee et al. 1980, Cayford & Goss-Custard 1990, Pulfrich 1995). Veränderungen im Fleischgehalt allein können die saisonale Entwicklung in der Größenselektion jedoch nicht erklären, da sich die Kondition der Muscheln rasch wieder erholt und bereits im Juni wieder hohe Werte erreicht. Im Juli und August ist der Fleischgehalt bei allen Muschelgrößen höher als im Winter.

Die Kosten für Nahrungserwerb und Nahrungsverarbeitung setzen sich größenabhängig und saisonal unterschiedlich zusammen. Da der Energieumsatz für SDW und die Schalenverarbeitung für die Thermoregulation genutzt werden kann, verändern sich die Gesamtkosten saisonal nur wenig. Im Bereich der im Königshafen aufgenommenen Muscheln entfällt der größte Teil stets auf die Kosten für die Nahrungsverarbeitung, die 60 bis 80% der Gesamtkosten betragen (Abb. 5.16). Durch Veränderungen der einzelnen Kosten kann geprüft werden, mit welcher Strategie Eiderenten den Nahrungserwerb optimieren können, bzw. welche Konsequenzen Veränderungen in der Zusammensetzung der Nahrung haben würden.

Für die Berechnungen wurde angenommen, daß die Erwerbskosten um 50% variieren können, etwa durch unterschiedliche Kosten für Gründeln oder Tauchen oder unterschiedliche Vertrossung der Muscheln. Die Verarbeitungskosten können sich durch unterschiedliche Kompensation mit der Thermoregulation oder durch unterschiedliche Fleischgehalte der Muscheln ändern. Negative Werte treten auf, wenn

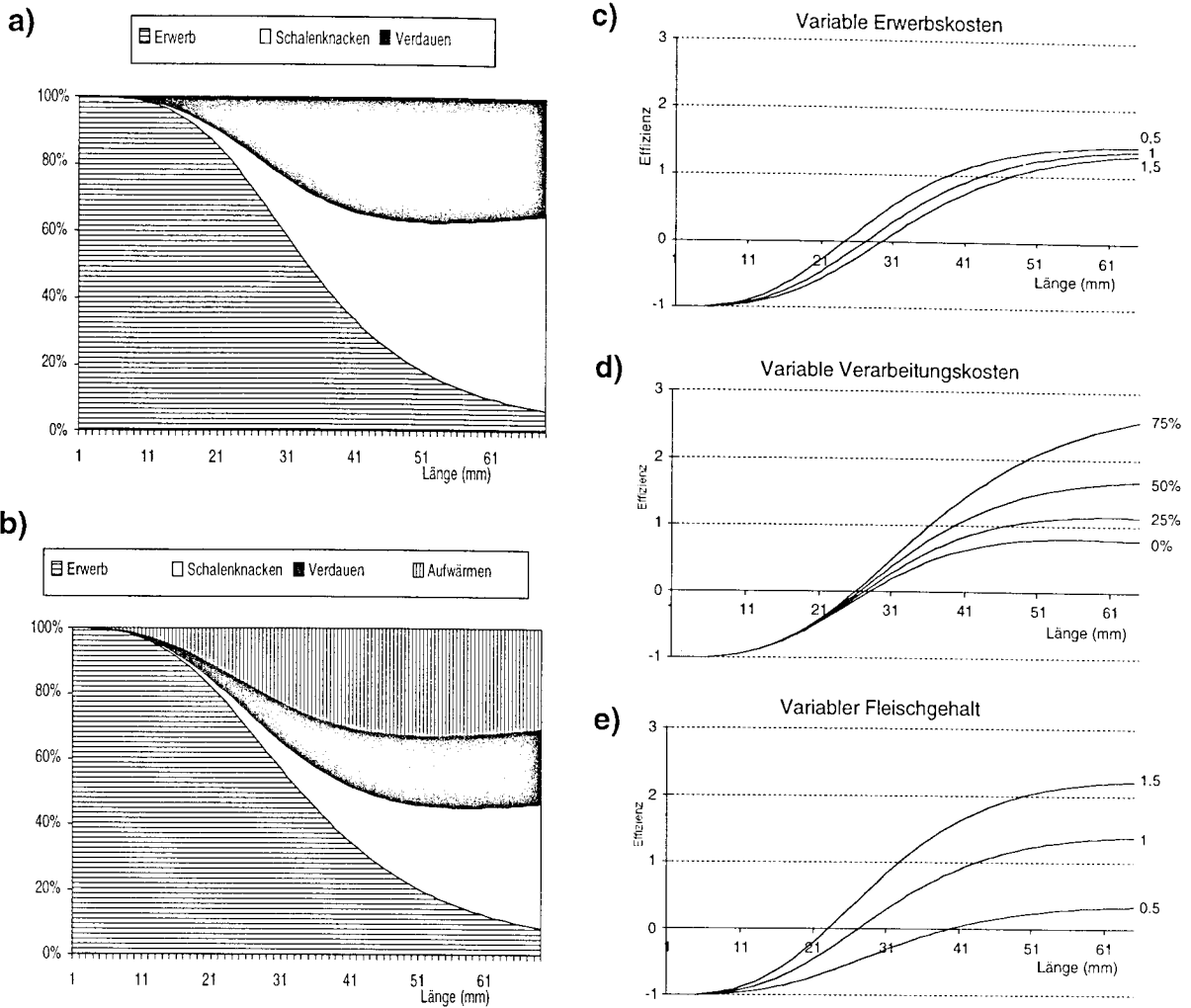


Abb. 5.16: Größenabhängigkeit der Zusammensetzung der Kosten für Nahrungserwerb (Tauchen) und Nahrungsverarbeitung und Strategien zur Optimierung der Nahrungsaufnahme. a) und b) zeigen die Zusammensetzung der Kosten für Sommer (a) und Winter (b). Es wurde dabei davon ausgegangen, daß die Kosten für Verdauung und Schalenknacken im Winter zu 50% die Thermoregulation kompensieren. Die Kosten für den Erwerb der Nahrung wurden mit 1,3 kJ angesetzt (s. Text). c), d) und e) zeigen die Wirkung variabler Erwerbskosten (c) und variabler Verarbeitungskosten (d) und variablen Fleischgehalts (e) auf die Effizienz der Nahrungssuche (Energiegewinn/Energieausgabe) unter Winterbedingungen (4°C Wassertemperatur). In c) werden die Erwerbskosten um 50% nach oben und unten verändert. In d) wird die Kompensation der Verarbeitungskosten für die Thermoregulation von 0% bis 75% variiert. In e) wird der Fleischgehalt der Miesmuscheln (Dezember 1993) um 50% nach oben und unten variiert. Es wird vorausgesetzt, daß nur eine Muschel pro Tauchgang aufgenommen wird.

Fig. 5.16: Relationship between mussel length and the composition of energetic costs (diving and handling plus digestion, shell crushing and food heating) and strategies to optimize foraging. a) and b) show the composition of costs associated with food intake in summer (a) and winter (b). For the winter it was assumed that SDA and shell crushing substitute to thermoregulation by 50%. Foraging (diving and handling) costs were set at 1,3 kJ. c), d) and e) show the impact of varying foraging costs (c), varying digestion costs (d) and varying flesh content of the mussels (e) on the foraging efficiency (Energy gain/energy expenditure) at winter conditions (4° C water temperature). c) varies foraging costs by 50%, d) varies the substitution of SDA and shell crushing for thermoregulation from 0 to 75%, e) varies the flesh content of the mussels (example calculated with data from December 1993) by 50%. It is assumed that eiders take 1 mussel per dive.

die Energieausgaben den Energiegewinn übersteigen. Eine Variation der Erwerbskosten um 50% beeinflusst die Effizienz der Nahrungsaufnahme nur wenig (Abb. 5.16 c). Veränderungen der Verarbeitungskosten wirken sich dagegen deutlich aus (Abb. 5.16 d). Bei einer Kompensation der Kosten für die mechanische Verarbeitung der Schalen und SDW von 50% verdoppelt sich die Effizienz bei großen Muscheln, während bei kleinen Muscheln kaum Veränderungen sichtbar werden. In gleicher Weise wirken Änderungen des Fleischgehaltes der Muscheln auf die Effizienz der Nahrungsaufnahme (Abb. 5.16 e). Eine Abnahme des Fleischgehaltes sollte vor allem die untere Grenze der Muschelgröße, die noch akzeptiert wird, verschieben. Die Berechnungen zeigen somit, daß Eiderenten im Winter die höchste Effizienz allgemein bei großen Muscheln erzielen, und daß Veränderungen in den Verarbeitungskosten und im Fleischgehalt der Muscheln diese Tendenz fördern.

5.7.2 Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme

Abbildung 5.15 zeigt, daß der relative Energiegewinn, der der Effizienz entspricht, deutlich besser mit den tatsächlich aufgenommenen Muschelgrößen übereinstimmt als der absolute Energiegewinn. Obwohl der absolute Energiegewinn pro Muschel überproportional zur Länge ansteigt und sich etwa pro Zentimeter Muschellänge verdoppelt, selektieren Eiderenten Muscheln aus dem Größenbereich, der die beste Energieausnutzung (Gewinn/Aufwand) verspricht. Dies steht im Widerspruch zu den meisten Optimierungsmodellen. Es ist daher zu prüfen, welche Bedeutung die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme für das Zeit- und Energiebudget der Eiderente hat.

Die Aufnahmerate (Muscheln/Zeit) wird durch zwei Komponenten bestimmt: der Suchzeit (Zeit zwischen der Erbeutung zweier Muscheln) und der Bearbeitungszeit einer ergriffenen Muschel. Die Bearbeitungszeit unvertroßter Muscheln ist gering und erreicht selbst bei 55mm großen Muscheln nur 3 Sekunden. Im Freiland wird die Bearbeitungszeit wesentlich durch die Vertrossung der Miesmuscheln bestimmt. Im Winter wird etwa 90% der Bearbeitungszeit dafür benötigt, einzelne Muscheln aus einem Büschel gegenseitig vertroßter Muscheln abzulösen. Die Vertrossungsstärke der Muscheln steigt mit der Länge an. Da große mit kleinen Muscheln verbunden sind, ist die Vertrossungsstärke jedoch sehr unterschiedlich (Hertzler 1995). Die Vertrossung der Muscheln ändert sich zudem saisonal und ist in den Zeiten stärkster Beanspruchung, etwa durch Stürme, am höchsten (Price 1982). Im Königshafen wurden die saisonalen Unterschiede in der Vertrossung nicht untersucht. Die Ergebnisse anderer Untersuchungen lassen jedoch erwarten, daß die Muscheln im Winter stärker vertroßt sind als im Sommer. Das bedeutet, daß sich die Bearbeitungszeit nicht allein längenabhängig verändert, so daß der saisonale Unterschied der Bearbeitungszeit (Tab. 5.1 und 5.2) nicht allein durch die Auswahl größerer Mu-

scheln erklärt werden kann. Die Ergebnisse weisen somit darauf hin, daß die Aufnahmerate (Muscheln/Zeit) nur wenig durch die Muschelgröße beeinflusst wird. Die Energieaufnahme pro Zeit ist dann überwiegend eine Funktion der Muschelgröße. In dem beobachteten Größenbereich können Eiderenten daher mit der Wahl großer Muscheln eine höhere Energieaufnahme pro Zeit als mit der Aufnahme kleiner Muscheln erzielen. Wenn Eiderenten die Geschwindigkeit der Energieaufnahme maximieren, sollten sie daher zu allen Zeiten die größten Muscheln auswählen.

Die Aufnahmerate gründelnder Eiderenten ging mit steigender Muschelgröße zurück, so daß die Energieaufnahme pro Zeit konstant blieb (Tab. 5.1 und 5.2). Die Suchzeit pro Muschel änderte sich jedoch kaum, was darauf hinweist, daß Eiderenten sich nicht bemühen, die Aufnahmerate zu erhöhen sondern mit einer konstanten Geschwindigkeit Nahrung suchen. Die Verhältnisse bei tauchenden Eiderenten entsprechen dem: die Erfolgsrate der Tauchgänge liegt im Winter - trotz sinkender Selektivität - niedriger als im Sommer.

Die Nahrungssuche der Eiderente gliedert sich im Freiland in kurze Aktivitätsperioden, die durch Rastperioden getrennt werden (s. Kap. 7). Eiderenten nehmen so lange Nahrung auf bis ihr Oesophagus gefüllt ist und pausieren dann, um die aufgenommene Nahrung zu verarbeiten (Schalenknacken und Verdauung). Die Rastperioden sind demnach als obligatorisch und als Bestandteil der Nahrungssuche einzustufen (s.a. Guillemette et al. 1992). Auch in den Wintermonaten nutzen Eiderenten selbst bei Niedrigwasser, wenn die Bedingungen für die Nahrungssuche am günstigsten sind, nur die Hälfte der Zeit für die Nahrungssuche. Die Aufnahmerate (Muscheln/Zeit) liegt bei Eiderenten deutlich über der Geschwindigkeit mit der die aufgenommene Nahrung im Magen-Darm-Trakt verarbeitet und verdaut werden kann. Die Nahrungsaufnahme wird bei Eiderenten also durch die Geschwindigkeit der internen Nahrungsverarbeitung begrenzt. Wenn die Verarbeitungszeit die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme begrenzt, ist es günstiger, die Effizienz der Nahrungsaufnahme zu optimieren (Kenward & Sibley 1977, Zwarts & Dirksen 1990, s.a. Ydenberg et al. 1994). Dies gilt insbesondere für Eiderenten, bei denen auch der größte Teil der Kosten der Nahrungsaufnahme durch die interne Nahrungsverarbeitung anfällt. Wenn Vögel Nahrung schneller aufnehmen als sie verarbeitet wird, kann die Maximierung der Aufnahmerate sich zwar noch günstig auf das Zeitbudget auswirken, beeinflusst den Energiegewinn pro Zeit jedoch nicht.

5.7.3 Effizienz-Maximierung als Strategie

Die Ergebnisse weisen darauf hin, daß die Nahrungswahl der Eiderente wesentlich durch das Bestreben, die Effizienz der Nahrungsaufnahme zu steigern, geprägt ist. Dies ist die erste Untersuchung, die dieses für einen nur sich selbst versorgenden

Vogel zeigt. Andere Beispiele Effizienz-maximierender Nahrungssuche betrafen Vögel oder Insekten, die Nahrung transportierten, was mit erheblichen energetischen Kosten verbunden ist (s. Schmidt-Hempel et al. 1985, Kacelnik et al. 1986, Schmidt-Hempel 1987, McLaughlin & Montgomerie 1990, Welham & Ydenberg 1993). Juanes & Hartwick (1990) konnten durch Messungen des Sauerstoffverbrauchs bei muschelknackenden Krebsen (*Cancer magister*) zeigen, daß die Größenselektion am besten durch die energetische Effizienz (Gewinn/Aufwand) erklärt werden kann. Es ist anzunehmen, daß dieses Verhalten bei vielen Arten ausgeprägt ist, bei denen der Nahrungserwerb mit hohem Aufwand verbunden ist. So wählten Reiherenten (*Aythya fuligula*) in Experimenten meist kleinere Muscheln aus, als nach Profitabilitätsmessungen (größenabhängige Aufnahme rate) zu erwarten war (Draulans 1982 und 1984, de Leeuw & van Eerden 1992). Die Nahrungssuche der Reiherenten gliedert sich wie bei Eiderenten in kurze Aktivitätsperioden, die durch Rastperioden getrennt werden, in denen die Schalen zerkleinert werden und die Nahrung den Magen passiert (Suter 1982, de Leeuw & van Eerden 1992). Das spricht dafür, wie von den Autoren dieser Studien angenommen, daß auch bei Reiherenten die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme durch die interne Nahrungsverarbeitung limitiert wird. Die Selektion kleinerer Muscheln entspricht daher vermutlich auch bei dieser Art der Tendenz, die energetische Effizienz auf Kosten der Aufnahme rate zu erhöhen.

Interessanterweise lassen sich die saisonalen Veränderungen der von Austernfischern gewählten Muschelgrößen, die dem Muster der Eiderente gleichen, nicht mit den Optimierungsmodellen nachvollziehen, mit denen sich sonst die Nahrungswahl zuverlässig berechnen läßt (Cayford & Goss-Custard 1990). Diese ziehen jedoch nur die Aufnahme rate in Betracht. Vermutlich würde auch hier eine Betrachtung der Effizienz der Nahrungssuche bessere Ergebnisse bringen. Beim Austernfischer, der Miesmuscheln mit dem Schnabel öffnet und nur das Muschelfleisch verzehrt, besteht ein direkter Zusammenhang zwischen dem energetischen Aufwand und der Zeit, die für das Öffnen der Miesmuscheln benötigt wird. Mit der Selektion dünn-schaliger Muscheln (Norton-Griffiths 1967, Durell & Goss-Custard 1984, Meire & Ervynck 1986, Sutherland & Ens 1987, Cayford & Goss-Custard 1990, Meire 1993) minimieren sie gleichzeitig den energetischen Aufwand und den Zeitbedarf für die Nahrungssuche. Bei Austernfischern wird die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme durch die Verdauungsgeschwindigkeit bestimmt, die nur etwa 10% der Aufnahme rate beträgt (Zwarts et al. im Druck). Wenn ihnen jedoch nur begrenzte Zeit für die Nahrungssuche zur Verfügung steht, können sie die Aufnahme rate beträchtlich erhöhen (Swennen et al. 1989b). Dies weist darauf hin, daß Austernfischer durch die Suche nach dünn-schaligen Muscheln die Effizienz auf Kosten der Aufnahme rate erhöhen, da sie meistens nicht mit der maximalen Aufnahme rate fressen.

Die Neigung nahrungssuchender Vögel, entweder die Effizienz oder die Aufnahme rate zu maximieren, liegen teilweise eng beieinander. Die Nahrungssuche ist eine

exklusive Aktivität. Die Zeit, die ein Vogel im Laufe eines Tages für die Nahrungssuche verwendet, fehlt für andere Aktivitäten. Da auch Inaktivität ein wichtiger Teil des täglichen Aktivitätsbudget sein kann (Herbers 1981), sollte kein Vogel mehr Zeit als notwendig mit der Nahrungssuche verwenden. Die energetischen Kosten der Nahrungssuche fördern zudem die zeitliche Begrenzung dieser Aktivität. Eine Tendenz, die Aufnahme rate zu maximieren, sollte daher immer vorhanden sein. Die Maximierung der Aufnahme rate und die Maximierung der Effizienz sind daher nicht strikt als alternative Strategien, sondern als konkurrierende Ziele anzusehen. Unter bestimmten Umständen können beide Ziele gleichzeitig verfolgt werden. Das Verhalten nahrungssuchender Ringschnabelmöwen (*Larus delawarensis*) ließ sich mit beiden Modellen etwa gleich gut erklären (Welham & Ydenberg 1988). Zwarts & Blomert (1992) interpretieren die Nahrungswahl beim Knutt (*Calidris canutus*) als Kompromiß zwischen der Bevorzugung möglichst dünnschaliger Muscheln und deren Verfügbarkeit. Die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme ist bei Knutts nicht größer als die Geschwindigkeit der internen Nahrungsverarbeitung. Es ist daher für Knutts sinnvoll, die Aufnahme rate auf Kosten der Effizienz zu erhöhen, wenn die Aufnahme rate durch die Suche nach dünnschaligen Muscheln unter die maximale Rate der Verarbeitung fällt.

Die Bedeutung der unterschiedlichen Strategien für das Zeit- und Energiebudget der Eiderente werden in Abbildung 5.17 verdeutlicht. Eine Eiderente muß täglich einen Energiegewinn von etwa 1400 kJ erzielen. Dies genügt, um den Grundumsatz und die energetischen Kosten für Aktivität, Mauser, Thermoregulation u.a. zu decken (Kap. 7). Anhand der Messungen und Berechnungen des Energiebedarfs für Nahrungserwerb und Nahrungsverarbeitung (Tab. 5.6, Abb. 5.15) kann ermittelt werden, mit wieviel Muscheln unterschiedlicher Größe dieser Energiegewinn zu erzielen ist. Addiert man zu diesem Energiegewinn die Kosten für Nahrungserwerb und Nahrungsverarbeitung hinzu, erhält man den daraus resultierenden täglichen Energieumsatz einer Eiderente. In dem Beispiel wurde wieder von tauchender Nahrungssuche ausgegangen und angenommen, daß pro Tauchgang nur eine Muschel aufgenommen wird. Da die Aufnahme rate (Muscheln/Zeit) nur wenig durch die Größe der Muscheln beeinflusst wird (s.o.), besteht eine etwa lineare Beziehung zwischen der Muschelgröße und der Zeit, die für die Deckung des Nahrungsbedarfes benötigt wird. Die Kurven zeigen im Bereich relativ kleiner Muscheln einen ähnlichen Verlauf. Bei kleinen Muscheln entfällt der größte Teil der Kosten auf den Nahrungserwerb (Tauchkosten, s. Abb. 5.16), so daß Zeit- und Energieaufwand hier direkt korreliert sind (der Energieumsatz ist proportional zur Dauer des Tauchganges). Im Bereich der großen Muscheln entfällt der größte Teil der Kosten auf die Nahrungsverarbeitung und die Kurven laufen auseinander. Der Median der selektierten Muscheln liegt in dem Bereich, in dem der Energieumsatz seinen niedrigsten Wert erreicht, obwohl die Wahl größerer Muscheln das Zeitbudget deutlich verbessern könnte.

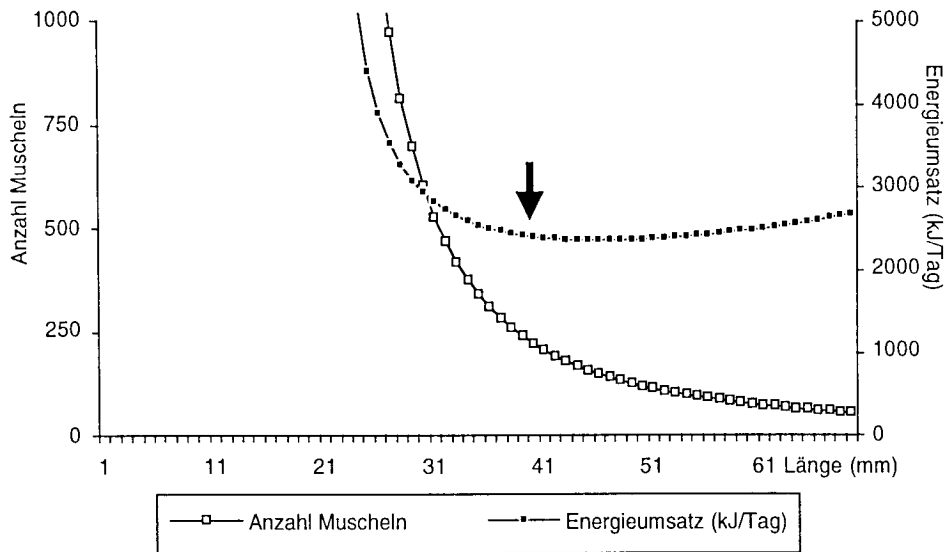


Abb. 5.17: Bedeutung der Größenselektion für das Zeit- und Energiebudget der Eiderente. Angegeben ist die Anzahl Miesmuscheln unterschiedlicher Länge, die eine Eiderente am Tag aufnehmen muß, um einen Energiegewinn von 1400kJ zu erzielen, und der daraus resultierende Energieumsatz. Unter der Annahme, daß die Aufnahmerate (Muscheln/Zeit) nur wenig durch die Muschelgröße beeinflusst wird, folgt der Zeitaufwand für die Nahrungssuche einer linearen Beziehung zur Anzahl aufgenommener Muscheln. Beispiel berechnet nach Daten aus dem August 1992. Der Pfeil markiert die mediane Größe der zu dieser Zeit gefressenen Miesmuscheln (s. Text für Berechnungsgrundlagen).

Fig. 5.17: Importance of size-selection for the time and energy budget of eiders. The figure shows the number of mussels required to reach an energy gain of 1400kJ and the resulting energy expenditure considering foraging and digestion costs. Assuming that the intake rate is little influenced by mussel size, the time demand of foraging would be a linear function of the number of mussels consumed and decrease with increasing mussel size. Calculated from data of August 1992. The arrow indicates the median mussel size selected during this time.

Der Gegensatz zwischen der Maximierung der Effizienz und der Aufnahmerate läßt sich am Tauchverhalten illustrieren. Da Vögel nur begrenzte Zeit unter Wasser verbringen können, verstärkt das Tauchen die Tendenz, die Aufnahmerate zu maximieren (Wilson & Wilson 1988). De Leeuw & van Eerden (1992) zeigten experimentell, wie die Tauchtiefe die Selektivität von Reiherenten beeinflusst. Tauchende Reiherenten wählten die Muscheln aus, mit denen sie die höchste Aufnahmerate erzielten, während bei ebenerdiger Nahrungsaufnahme kleinere Muscheln ausgewählt wurden. Mit zunehmender Tauchtiefe müssen Vögel, wenn sie den Energiegewinn gegen die steigenden Energieausgaben konstant halten wollen, die Nahrungsaufnahme erhöhen, also größere Muscheln wählen (Abb. 5.16). Im Königshafen war die Bearbeitungszeit von Muscheln, die mit an die Wasseroberfläche gebracht werden, positiv mit der Tauchdauer korreliert. Das bedeutet, daß die Enten, je länger sie tauchen, desto eher gewillt sind, auch fest vertroßte Muscheln mit an die Oberfläche zu nehmen. Dies entspricht der Vorhersage, daß die Selektivität im Laufe eines Tauchganges abnimmt (Houston & McNamara 1985). Es ließ sich insgesamt aber kein klarer Einfluß des Tauchens auf die Größenselektion der Eiderenten absichern.

Die Beobachtungen und Berechnungen zeigen somit, daß auch bei tauchendem Nahrungserwerb die Maximierung der energetischen Effizienz durch die Selektion bestimmter Muschelgrößen eine erfolgreiche Strategie sein kann. Dies gilt jedoch primär unter Voraussetzung, daß die Kosten der Nahrungsverarbeitung höher sind als die Tauchkosten (Abb. 5.16). Wenn die Tauchkosten der entscheidende Faktor sind, führen die Maximierung von Effizienz und Aufnahmerate zu ähnlichen Ergebnissen, da Dauer und Kosten der Aktivität direkt korreliert sind (s. a. Houston & Carbone 1992).

Vergleicht man die Energieausnutzung mit den im Freiland aufgenommenen Muschelgrößen (Abb. 5.15), fällt auf, daß Eiderenten vor allem Muscheln aus dem unteren Bereich der profitablen Größen auswählen. Dies beruht vermutlich auf einer leichten Unterschätzung der Profitabilität kleiner Muscheln. Die Erwerbskosten sind relativ hoch angesetzt, da sie für tauchenden Nahrungserwerb berechnet wurden. Da der größte Teil der Nahrungssuche gründelnd erfolgt liegt die Profitabilität kleiner Muscheln wahrscheinlich etwas höher (vgl. Abb. 5.16 c).

Wodurch wird aber die maximale Muschelgröße bei der Nahrungswahl bestimmt? Die Ergebnisse zeigen, daß die Energieausnutzung über die aufgenommenen Größen hinaus ansteigt (Abb. 5.15). Obwohl Miesmuscheln von 60 bis 65 mm Länge einen überproportional hohen Anteil am Energiegewinn haben, liegt hier die Obergrenze der aufgenommen Muschelgrößen. Das Risiko unprofitable Muscheln aufzunehmen, steigt in diesem Größenbereich an. Die Miesmuscheln im Königshafen erreichen bei etwa 70 mm ihre Endgröße. In diesem Bereich wird das Längenwachstum eingestellt, während das Wachstum der Schalendicke weitergeht (Samtleben 1977). Je dichter Eiderenten oder andere Muschelfresser sich an die Endgröße der Miesmuscheln herantasten, desto größer wird die Gefahr, daß sie dabei alte und besonders dickschalige Muscheln aufnehmen, die unprofitabel sind. Zudem steigt der Anteil mit Seepocken bewachsener Muscheln mit der Länge an (eigene Beobachtungen).

Crustaceen (Hummer und Krebse) wählen überwiegend kleinere Muscheln aus als nach Profitabilitätsberechnungen erwartet wird. Dies wird zum Teil mit der Gefahr, die Knackschere zu beschädigen, erklärt (Juanes & Hartwick 1990, Juanes 1992). Es ist nicht klar, inwieweit die Gefahr von Verletzungen auch die Nahrungswahl von Eiderenten beeinflusst, die zitierten Arbeiten lenken aber vor allem auf das Problem, daß die Verarbeitung hartschaliger Mollusken morphologische Anpassungen voraussetzt. Für Eiderenten bedeutet dies, daß der Magen groß genug und mit ausreichender Muskulatur ummantelt sein muß, damit genügend Kraft für das Zerbrechen der Muscheln aufgewendet werden kann. Eiderenten haben einen großen Muskelmagen, der etwa 4-5% des Gesamtgewichts ausmacht (Borkenhagen 1976, Parker & Holm 1990, Goudie & Ryan 1991). Der Verdauungstrakt ist bei Wasservögeln ein sehr dynamisches System, das sich den jeweiligen Ernährungsbedingungen anpas-

sen kann. Das Gewicht des Magens oder der ihn umgebenden Muskeln spiegelt bei vielen Vögeln die Art der Nahrung wider (z.B. Kehoe & Ankney 1985, Barnes & Thomas 1987) und ist bei muschelfressenden Arten besonders hoch (Borkenhagen 1976, Goudie & Ryan 1991, Piersma et al. 1993a). Die Mägen gekäfigter Knutts, die mit Pelletfutter ernährt wurden, waren deutlich kleiner als die Mägen freilebender Knutts, die sich von Muscheln ernähren (Piersma et al. 1993). Bei freilebenden Eiderenten tritt eine Atrophie der Magenmuskulatur um 70% regelmäßig während der Brutzeit auf, in der die Weibchen fasten (Parker & Holm 1990). Diese Weibchen sind dann für einige Zeit nicht in der Lage, sich von Muscheln zu ernähren und fressen zunächst Polychaeten und kleine Schnecken (Schiebel in Vorb.). Im Königshafen wurden im Juli mehrfach adulte Weibchen beobachtet, die sich von *Lanice conchilega* ernährten, was sonst nie auftrat (eigene Beobachtungen). Vermutlich handelte es sich auch bei diesen Exemplaren um Weibchen, die nach dem Brutgeschäft noch nicht wieder in der Lage waren, Muscheln zu knacken. Eiderenten, die in Gefangenschaft mit Pelletfutter ernährt wurden, nahmen Miesmuscheln nicht an. Vermutlich waren sie nicht in der Lage, sie zu verarbeiten. Der Magen der Eiderenten paßt sich demnach, wie bei anderen Vögeln, der jeweiligen Ernährungssituation an. Angesichts des exponentiell zur Muschellänge steigenden Aufwandes für die mechanische Verarbeitung der Schalen, würde eine Anpassung des Verdauungstrakts auf die Verarbeitung 6cm langer Muscheln keinen Vorteil bringen, wenn der Energiegewinn bei 4cm langen Muscheln identisch ist. Sie wäre jedoch mit Kosten verbunden, da das Muskelgewebe aufgebaut, ernährt und transportiert werden muß.

5.7.4 Konsequenzen

Die Ernährung mit großen Miesmuscheln, die intakt verschluckt werden, führt bei Eiderenten zu einer sehr niedrigen energetischen Effizienz (Energiegewinn/Energieausgaben). Die Effizienz der Nahrungssuche für den Eigenbedarf ist bei Vögeln kaum untersucht. Nagy et al. (1984) ermittelten für Brillenpinguine (*Spheniscus demersus*) eine Effizienz von 7, wenn sie Fische für den Eigenbedarf fangen. Tatsächlich wird die Effizienz bei dieser Art jedoch noch höher liegen, da die Tauchkosten bei Pinguinen niedriger sind als zunächst angenommen wurde (Culik & Wilson 1991 und 1994, Culik et al. 1991). Ringschnabelmöwen erreichen eine Effizienz von bis zu 17 (Welham & Ydenberg 1988). Eiderenten, deren Nahrungserwerb mit einem geringen Aufwand verbunden ist, erreichen im Königshafen dagegen nur eine Effizienz von etwa 1,5 (Abb. 5.16 c-e). Der Unterschied unterstreicht die Bedeutung der Qualität der Nahrung für den täglichen Energieumsatz. Eiderenten müssen mindestens ein Drittel des täglichen Energieumsatzes für die Ernährung aufwenden. Dies schränkt alle Optionen für andere energieaufwendige Aktivitäten erheblich ein und sollte das tägliche Aktivitätsbudget einengen. Jeder Aktivität eines Tieres läßt sich ein Zeitäquivalent für die Nahrungssuche zuordnen (s. Ricklefs 1991). Eideren-

ten können kaum mehr als 50% der Zeit einer Aktivitätsphase für die Nahrungsaufnahme nutzen (s. Kap. 7). Anhand der Daten über Aufnahmerate und Nahrungsausnutzung errechnet sich ein maximaler Energieüberschuß von etwa 230 kJ/Stunde; abzüglich des Erhaltungsstoffwechsels (im Freiland ca. 1,5 x BMR) bleiben 190 kJ/Stunde für Aktivitäten übrig. Damit können Eiderenten etwa 30 Minuten fliegen oder eine Stunde gegen eine starke Strömung schwimmen. Energieaufwendigen Aktivitäten steht somit ein hoher Zeit- und Energiebedarf für die Nahrungssuche gegenüber.

Desweiteren läßt die Ernährungsweise der Eiderente erhebliche Auswirkungen auf die klein- und großräumige Wahl der Nahrungsgebiete erwarten. Das Schalengewicht der Miesmuscheln ändert sich in Bezug zu den Lebens- und Wachstumsbedingungen der Miesmuscheln und ist im hohen Eulitoral bedeutend höher als im Sublitoral (Ruth 1994). Der relative Fleischgehalt der Miesmuschel ändert sich ebenfalls erheblich in Abhängigkeit von den jeweiligen Standortbedingungen (Ruth 1994). Die Wachstumsparameter verändern sich zudem kleinräumig in Bezug zur Position innerhalb einer Muschelbank (Newell 1990, Goss-Custard et al. 1993, Svanne & Ompi 1993), so daß Eiderenten in manchen Teilen des Wattenmeeres dickschalige Muscheln mit niedrigem Fleischgehalt und in anderen Teilen dünnschalige mit hohem Fleischgehalt antreffen können.

Wenn die Beschaffenheit der Nahrung, wie in der vorliegenden Untersuchung gezeigt, den täglichen Energieumsatz einer Eiderente wesentlich beeinflusst, kommt der Wahl der profitabelsten Muschelgröße eine hohe Bedeutung zu. Zugleich sind Anpassungen in der zeitlichen Organisation der Nahrungssuche zu erwarten, mit denen die Ausnutzung der Wärmeproduktion bei der internen Verarbeitung der Nahrung optimiert werden kann (s. Kap. 7). Die hohe Variabilität der Größe der in unterschiedlichen Gebieten aufgenommenen Miesmuscheln (Tab. 5.6) zeigt jedoch, daß die im Königshafen angetroffenen Bedingungen nicht direkt auf andere Gebiete übertragen werden können. Die unterschiedlichen Muschelgrößen, die von den Eiderenten aufgenommen werden, spiegeln vermutlich nicht allein Unterschiede in der Struktur des Nahrungsangebots wider. Miesmuscheln mit 10 bis 20 mm Länge, wie Eiderenten sie in vielen Gebieten fressen, werden von den Eiderenten noch unter Wasser verschluckt (z.B. Guillemette et al. 1992). Bei einer relativ einförmigen Größenstruktur des Nahrungsangebots können sie dann mehrere Muscheln pro Tauchgang aufnehmen. Dies lenkt die Größenselektion in eine andere Richtung (de Leeuw & van Eerden 1992). Für die Eiderenten kann dies eine erhebliche Senkung der Kosten für die Nahrungsaufnahme bedeuten. Da eine erfolgreiche Rekrutierung neuer Jahrgänge bei den Miesmuschelbeständen jedoch nicht alljährlich auftritt (Dankers 1993, Ruth 1994), ist die Ernährung mit großen Muscheln zumindest im Wattenmeer eine regelmäßige Erscheinung.

6. Bedeutung der Salzaufnahme für Nahrungswahl und Energiehaushalt

Eiderenten nehmen mit der Nahrung viel Salz auf, da marine Mollusken, die sie intakt verschlucken, isoosmotisch zu ihrer Umwelt sind und ihre Mantelhöhle mit Wasser gefüllt ist. Nyström & Pehrsson (1988) und Nyström et al. (1991) diskutieren die Bedeutung der Salzaufnahme für Eiderenten und schließen auf einen bedeutenden Einfluß auf die Nahrungswahl, indem Eiderenten und andere Muschelfresser versuchen, durch die Wahl der Muschelgrößen mit dem niedrigsten Wassergehalt die Salzaufnahme zu vermindern. Sie vermuten, daß hohe Salzaufnahmen auch hohe energetische Kosten verursachen, und, daß Vögel sich nur in begrenztem Maße an die Aufnahme von Salz anpassen können.

Seevögel sind mit Salzdrüsen, die eine Lösung mit der doppelten Konzentration von Seewasser ausscheiden können (Peaker & Linzell 1975, Skadhauge 1981), und im Vergleich zu Landvögeln größeren Nieren (Hughes 1970) gut an die Aufnahme von Salz angepaßt. Die Größe ihrer Salzdrüsen paßt sich rasch an die jeweilige Salzaufnahme an (Cornelius 1983, McArthur & Gorman 1978, Skadhauge 1981) und die Konzentration der Ausscheidungen ist bei Arten mit hoher Salzaufnahme am höchsten. Dennoch gibt es Hinweise, daß die Möglichkeiten für die Anpassung an die Salzaufnahme begrenzt sind: Viele See- und Küstenvögel füttern ihre Jungen mit salzarmer Nahrung (Erasmus et al. 1988) oder brüten im Binnenland (Nyström & Pehrsson 1988). Auch Altvögel versuchen teilweise, die Aufnahme von Salz zu vermeiden (Mahoney & Jehl 1985 a und b).

Es ist nicht bekannt, welche Faktoren die Anpassung an die Salzaufnahme begrenzen. Eine Möglichkeit wären die energetischen Kosten des Salzumsatzes. Der aktive Transport von Ionen ist ein energieaufwendiger Prozeß und auf den Transport von Na^+ und K^+ entfällt ein wesentlicher Anteil des Energieumsatzes von tierischen Geweben (Milligan & McBride 1985). Salz wird mit dem Trinkwasser oder der Nahrung aufgenommen, die Ionen werden im Darm absorbiert, im Kreislaufsystem zu den Exkretionsorganen transportiert und schließlich durch Salzdrüsen und Nieren ausgeschieden. Ionen, die im Darm aufgenommen werden, treten mit der extrazellulären Flüssigkeit in ein Equilibrium und das Konzentrationsgefälle zwischen Zellinnerem und extrazellulärer Flüssigkeit beeinflußt den gesamten Stoffwechsel (Hughes 1991). Die energetischen Kosten des Salzumsatzes umfassen daher mehr als nur die reinen Kosten der Exkretion.

Ziel dieses Kapitel ist, die Salzaufnahme freilebender Eiderenten zu bilanzieren und die energetischen Kosten für die Ausscheidung des aufgenommenen Salzes zu ermitteln. Salzaufnahme begrenzt sind: Viele See- und Küstenvögel füttern ihre Jung

6.1 Salzaufnahme im Freiland

Der Wassergehalt von Miesmuscheln steigt exponentiell zur Länge der Muscheln an und folgt der Gleichung

$$\ln W = 2.703 \ln L - 8.5030 \quad (r^2 = 0.997, p < 0.0001)$$

wobei W=Wassergehalt (g) und L=Muschellänge (mm) sind.

Der Salzgehalt einer Muschel wird zum jeweiligen Fleischgehalt (AFTG) in Beziehung gesetzt, der sich saisonal veränderte (Kap. 5). Für Miesmuscheln aus dem Königshafen bestand zu allen Zeiten ein negatives oder neutrales Verhältnis des relativen Salzgehalts zur Länge der Muschel (Abb. 6.1), d.h. das Verhältnis von Fleischgehalt zu Salzgehalt verschob sich mit der Länge zugunsten des Fleischgehalts. Eiderenten oder andere muschelfressende Vögel nahmen mit großen Muscheln daher relativ weniger Salz auf als mit kleinen Muscheln.

Eiderenten fraßen im Königshafen vor allem Miesmuscheln zwischen 30 und 50 mm mit deutlichen saisonalen Unterschieden in den bevorzugten Größen und der täglich aufgenommenen Nahrungsmenge (s. Kap. 5). In den Wintermonaten nahmen Eiderenten im Mittel etwa 2,7 kg Muscheln mit einer mittleren Länge von 47 mm auf, was einer Aufnahme von 176 g AFTG entspricht (s. Kap. 7). Mit einem Salzgehalt von 0,3 g Salz/g AFTG nahmen Eiderenten mit der Nahrung 53 g Salz auf. Da Eiderenten nach der Aufnahme einer Muschel stets noch Wasser tranken (eig. Beob.), vermutlich um die Speiseröhre von Sand und Schlamm zu reinigen, betrug die tägliche Salzaufnahme im Winter vermutlich etwa 60 g.

In den Sommermonaten nahmen Eiderenten weniger Nahrung auf und zugleich lag der Fleischgehalt der Muscheln höher als im Winter. Mit 1,5 kg Miesmuscheln einer Länge von 35 mm, was 135 g AFTG entspricht (Kap. 5), und einem Salzgehalt von 0,25 g Salz/g AFTG, nahmen die Eiderenten täglich 34 g Salz mit der Nahrung auf. Die tägliche Salzaufnahme erreichte somit etwa 40 g.

Bei einer Aufnahmerate von 0,8 - 0,9 g AFTG/Minute (Kap. 5) betrug die Aufnahmegeschwindigkeit für Salz 0,2-0,3 g/Minute. Bei einer mittleren Dauer einer Gründelperiode von 18 Minuten im Winter und 12 Minuten im Sommer (Kap. 5) nahmen Eiderenten im Mittel 4,3 g bzw. 2,5 g Salz pro Mahlzeit zu sich. Entsprechend der mittleren Dauer der Aktivitäts- und Rastperioden (Kap. 7) betrug die Salzaufnahme während einer Aktivitätsphase im Winter etwa 10 g/Stunde und im Sommer 4 g/Stunde.

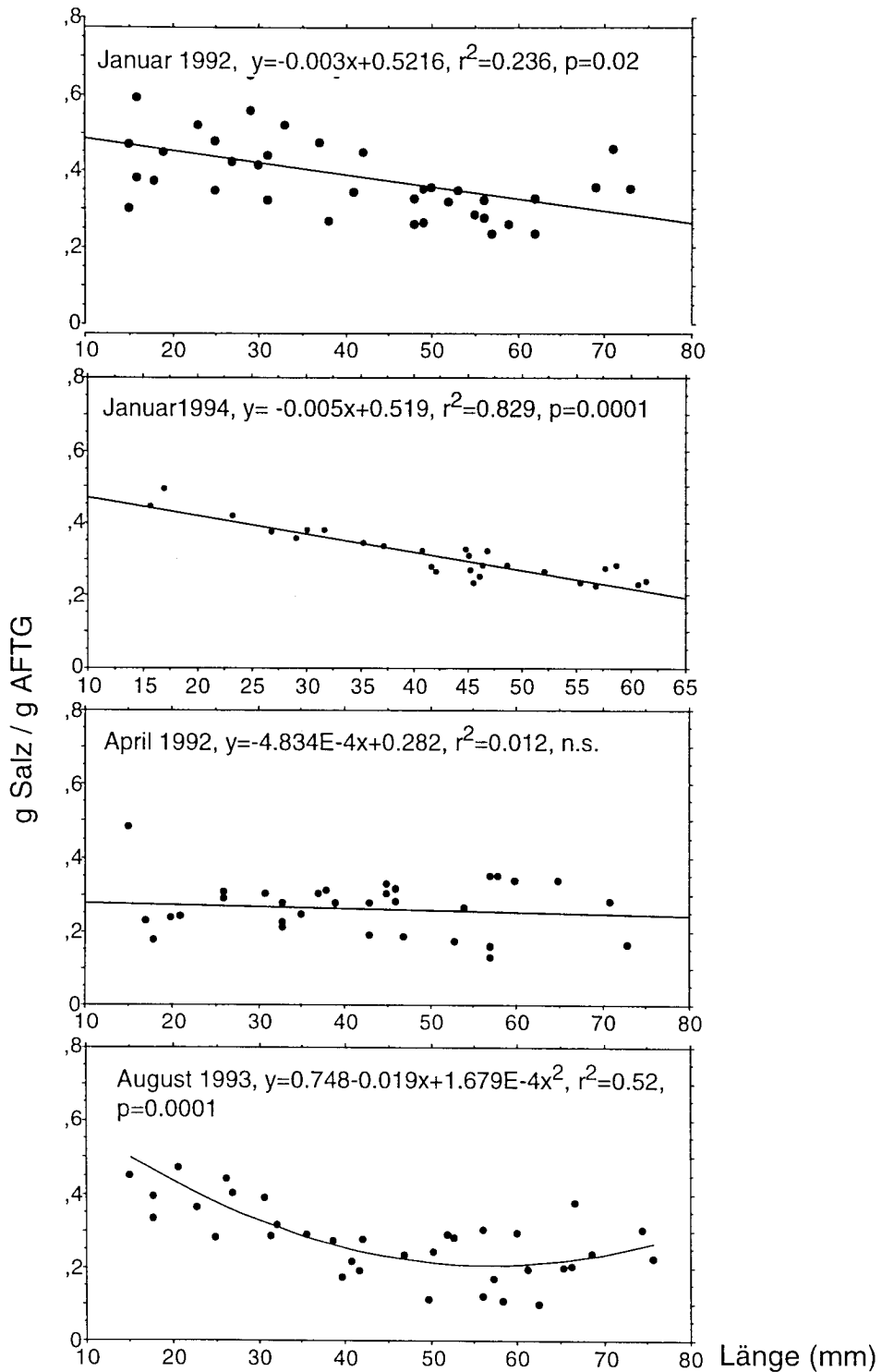


Abb. 6.1: Verhältnis von Salzgehalt zu Fleischgehalt (AFTG) von Miesmuscheln aus dem Königshafen in Bezug zu ihrer Länge.

Fig. 6.1: Relation of flesh content to salt content in mussels from the Wadden Sea. Flesh content is expressed as ash-free-dry-weight. The salt content was calculated from measured water content of the mussels.

6.2 Dauer der Salzexkretion im Freiland

Die von den Salzdrüsen ausgeschiedene Lösung rinnt aus den Nasenlöchern den

Schnabel hinunter und wird von den Eiderenten mit einer raschen Kopfbewegung abgeschüttelt. Im Freiland läßt sich dieses auffällige Verhalten protokollieren und damit die Dauer der Salzexkretion nach der Nahrungsaufnahme abschätzen. Im Königshafen wurde bei sechs Gelegenheiten, als Eiderenten nach einer längeren Rast zur Nahrungssuche auf die Muschelbank gingen und anschließend auf den Rastplatz zurückkehrten, Dauer und Intensität des Kopfschüttelns protokolliert. Die Salzexkretion setzte noch während der Nahrungssuche ein. Die Intensität des Kopfschüttelns erreichte etwa 15 Minuten nach Beendigung der Nahrungssuche den höchsten Wert (Abb. 6.2). Nach 40 Minuten wurde ein niedriger Wert ($<2/\text{Min.}$) erreicht, der noch einmal den gleichen Zeitraum anhalten konnte. Auch wenn die Eiderenten auf dem Rastplatz bereits Schlafhaltung eingenommen hatten, holten sie noch regelmäßig den Kopf aus dem Gefieder und schüttelten einen Tropfen Salzlösung ab.

Die Ergebnisse weisen darauf hin, daß es über eine Stunde dauert, das Salz einer Mahlzeit auszuscheiden, wobei der größte Teil vermutlich innerhalb der ersten halben Stunde ausgeschieden werden kann.

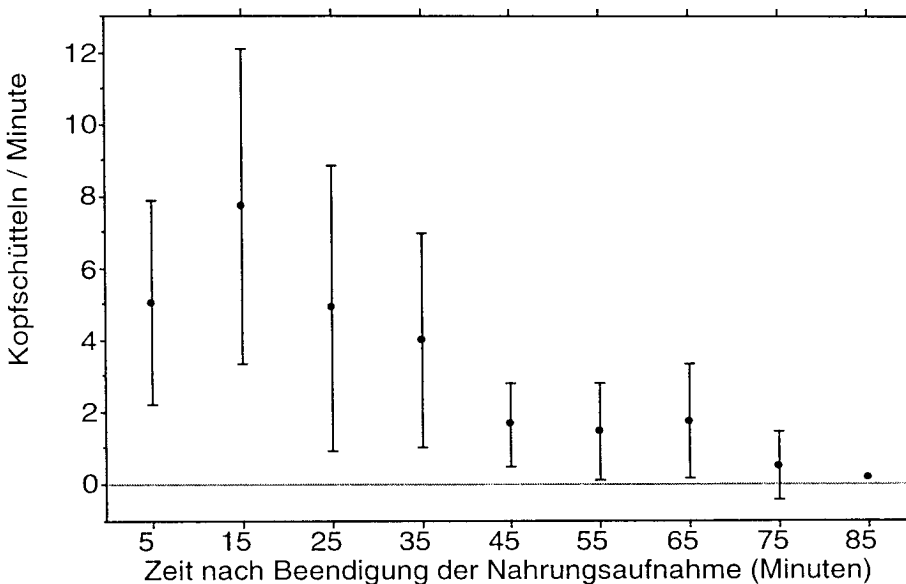


Abb. 6.2: Dauer und Häufigkeit des Kopfschüttelns von Eiderenten nach Beendigung der Nahrungsaufnahme (Mittelwert und Standardabweichung). Beobachtungen an sechs Eiderenten, die nach Beendigung der Nahrungssuche auf den Hochwasserrastplatz Uthörn kamen (s. Text).

Fig. 6.2: Duration and frequency of head-shaking in eiders after a meal of mussels (mean and standard deviation). Observations of six eiders which returned to the roost after feeding at a mussel bed in the Königshafen. The behaviour is adopted to remove the saline solution running down the bill.

6.3 Energetische Kosten des Salzumsatzes

Der Energieumsatz von Eiderenten stieg nach der Aufnahme von Salz stark an und

überstieg teilweise für einen kurzen Zeitraum das Doppelte des Ruheumsatzes. Die höchste Stoffwechselrate wurde 10 bis 20 Minuten nach der Salzaufnahme erreicht. Die Reaktion des Stoffwechsels auf die Salzaufnahme wird durch die Parameter Dauer der Stoffwechselerhöhung (Δt), der höchsten Stoffwechselrate (M_{\max}) und der Summe der Energieausgaben ($\Sigma \Delta E$) während der Stoffwechselerhöhung beschrieben (Abb.6.3). Alle drei Parameter veränderten sich signifikant in Beziehung zur aufgenommenen Salzmenge (ANOVA, $p < 0,0001$ in allen Fällen). Die Reaktion auf eine Salzgabe von 1,25g ließ sich jedoch nicht von der Kontrolle mit isotonischer Salzlösung trennen (Tukey Test, n.s.).

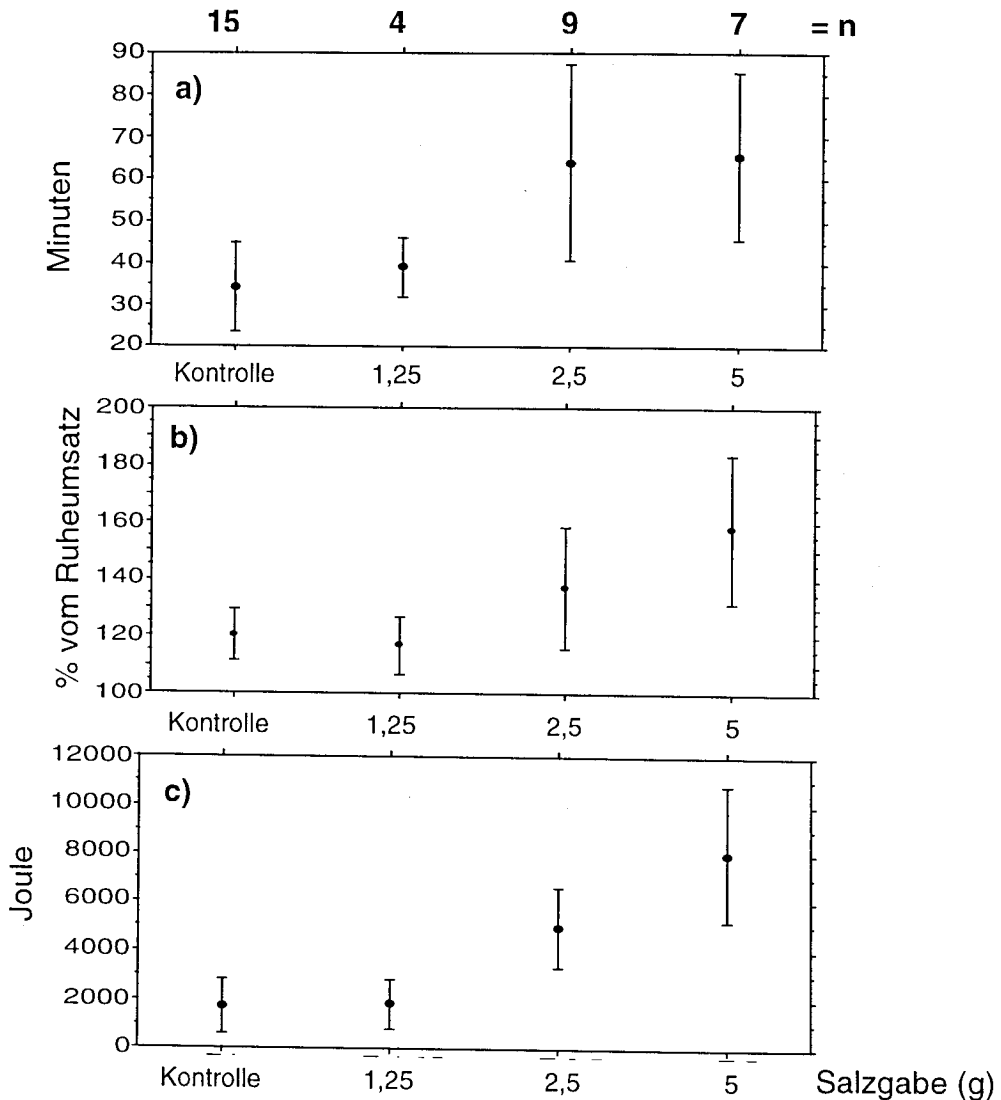


Abb. 6.3: Reaktion des Stoffwechsels von Eiderenten auf die Aufnahme unterschiedlicher Salzmen-gen. a) Dauer der Stoffwechselerhöhung, b) maximaler Anstieg des Stoffwechsels, c) Energieumsatz während der Stoffwechselerhöhung. Alle Angaben als Mittelwert mit Standardabweichung.

Fig. 6.3: Metabolic response of eiders following the uptake of different salt loads. a) Duration of elevated metabolic rate; b) maximum metabolic rate expressed as percentage of resting metabolic rate; c) energy expenditure due to salt turnover. All data are given as mean with standard error bars. Controls refer to experiments with isotonic solution.

Die Dauer der Stoffwechselerhöhung verdoppelte sich nahezu mit den beiden höheren Salzgaben im Vergleich zum Kontrollexperiment und erreichte 64 Minuten für 2,5g und 65 Minuten für 5g. Beide Werte unterscheiden sich signifikant vom Kontrollexperiment (Tukey Test, $p < 0,001$ in beiden Fällen). Δt und M_{\max} unterscheiden sich jedoch nicht signifikant zwischen den Experimenten mit den beiden höheren Salzgaben (Tukey Test, n.s.). Demgegenüber stieg $\Sigma \Delta E$ signifikant an bei einer Erhöhung der Salzgabe von 2,5g auf 5g (Tukey Test, $p = 0,006$). Die Unterschiede ergeben sich dadurch, daß die Stoffwechselrate bei 5g länger nahe M_{\max} blieb. Die energetischen Kosten für den Salzumsatz (kJ/g) unterscheiden sich nicht zwischen den beiden höheren Salzgaben (t-Test, n.s.) und betragen im Mittel 1,8 kJ/g ($\pm 0,16$, $n = 16$). Da die Experimente jedoch in gewissem Umfang durch die Handhabung der Eiderenten beeinflusst wurden und möglicherweise ein kleiner Teil des Salzes nicht ausgeschieden wurde, ist dies vermutlich eine leichte Überschätzung der tatsächlichen Kosten. Rechnet man $\Sigma \Delta E$ als lineare Regression zur Salzgabe steigt der Energieumsatz um 1,5 kJ pro Gramm Salz an ($r^2 = 0,76$, $p = 0,0002$, $n = 20$), was vermutlich der genauere Wert ist.

Mit den vorliegenden Daten kann der Anteil des Salzumsatzes am Energiehaushalt der Eiderente berechnet werden. Bei einem relativen Salzgehalt von 0,3 g Salz / g AFTG von Miesmuscheln im Winter, einem Energiegehalt des Muschelfleisches von 22 kJ/g AFTG und einer Assimilationseffizienz der Eiderenten von 75% (Castro et al. 1989) stehen einem Energiegewinn von 16,5 kJ/g AFTG Energieausgaben für den Salzumsatz von 0,5 kJ/g AFTG gegenüber. Das heißt, daß 3,1% des Energiehaushaltes der Eiderenten im Winter auf den Salzumsatz entfallen. In den Sommermonaten beträgt der relative Salzgehalt der aufgenommenen Muscheln nur 0,25g/g AFTG und der Anteil des Salzumsatzes am Energiehaushalt sinkt auf 2,4% ab.

6.4 Diskussion

Eiderenten nehmen im Wattenmeer mit ihrer Nahrung täglich zwischen 40 und 60g Salz auf und erreichen damit einen gewichtsspezifischen Salzumsatz von 18 bis 27 mg Salz/g Körpergewicht (bezogen auf eine 2,2 kg schwere Eiderente). Der Salzumsatz von Eiderenten liegt damit deutlich über dem der pelagischen Seevögel, deren Nahrung (meist Fisch oder Crustaceen) weniger Salz enthält. Der tägliche Salzumsatz von Pinguinen erreicht mit Werten zwischen 0,8mg/g und 4mg/g (Green & Gales 1990) nur einen geringen Teil des Salzumsatzes der Eiderenten.

Die energetischen Kosten des Salzumsatzes sind trotz der hohen Salzaufnahme gering und liegen unter bislang angenommenen Werten. Die Kosten der Salzexkretion wurden von Peaker & Linzell (1975) mit 0,5 kJ/g NaCl für den Ionentransport angegeben. Nach Berechnungen des Sauerstoffverbrauchs des Gewebes der Salzdrüsen wurden die Gesamtkosten der Exkretion auf 3 bis 4 kJ/g geschätzt. Die vor-

liegenden Untersuchungen zeigen jedoch, daß die Gesamtkosten des Salzumsatzes wesentlich niedriger liegen. Wenn die Angaben von Peaker & Linzell (1975) über die Kosten der Exkretion zutreffen, entfällt ein Drittel der Kosten des Salzumsatzes auf die Exkretion, der Rest auf die Aufnahme des Salzes, den Transport zu den Exkretionsorganen und andere Reaktionen des Stoffwechsels auf einen Anstieg der Ionenkonzentration.

Im Winter nehmen Eiderenten mit einer mittleren Mahlzeit 4,3g Salz auf. Die Ergebnisse der Experimente zeigen, daß es etwa eine Stunde dauert bis dieses Salz ausgeschieden wird. Die Beobachtungen aus dem Freiland bestätigen diesen Werte. Der Verlauf der Stoffwechselerhöhung nach einer Salzgabe zeigt jedoch, daß der Salzumsatz während dieser Zeit nicht auf einem konstanten Niveau verläuft bis alles Salz wieder ausgeschieden ist. Direkte Untersuchungen der Salzexkretion von Eiderenten zeigten, daß 90% einer Salzinfusion von 2,5g in den ersten 25 Minuten nach der Infusion ausgeschieden wurden, obwohl eine meßbare Salzexkretion bis zu 2 Stunden andauerte (McArthur & Gorman 1978).

Die Salzexkretion erfolgt bei Eiderenten offensichtlich schneller als bei anderen Küstenvögeln. In einem Experiment mit einer Silbermöwe (*Larus argentatus*) erfolgte die höchste Exkretionsrate 100 Minuten nach der Salzgabe (Schmidt-Nielsen 1960). Bei Watvögeln setzt die Salzexkretion erst 20 bis 30 Minuten nach der Salzaufnahme ein und kann bis zu 2 Stunden aufgeschoben werden (Staaland 1967), während bei Eiderenten die Salzexkretion innerhalb 10 Minuten nach der Salzaufnahme einsetzt (McArthur & Gorman 1978, eig. Ergebnisse). Die Konzentration der in Salzdrüsen produzierten Lösung erreicht bei Möwen wie Eiderenten 900 mmol Na⁺/l, so daß die unterschiedliche Dauer der Salzexkretion vermutlich durch die größeren Salzdrüsen der Eiderente erklärt werden kann. Bei Eiderenten aus der östlichen Nordsee wiegen die Salzdrüsen im Mittel 3,2g (McArthur & Gorman 1978) was 1,4 mg Salzdrüse pro Gramm Körpergewicht entspricht. Dieses Verhältnis ist bei den meisten anderen Küsten- und Seevögeln deutlich niedriger und liegt bei Möwen und Alken unter 1mg/g (Staaland 1967). Die Konzentration der Exkretionsflüssigkeit bleibt auch bei Schwankungen in der Größe der Salzdrüsen konstant (McArthur & Gorman 1978) und die Größe der Salzdrüsen paßt sich an die Salzaufnahme der Vögel an (McArthur & Gorman 1978, Cornelius 1983, Burger & Gochfeld 1984). Dies weist auf die Bedeutung der Größe der Salzdrüsen als wichtigsten Faktor für die Anpassung an die Salzaufnahme bei Vögeln hin.

Die Rate der Salzexkretion kann mit der Salzaufnahme während der Nahrungssuche nicht mithalten. Bei einer mittleren Aufnahmerate von einer Muschel pro Minute im Winter (Kap. 5) dauert eine Mahlzeit der Eiderenten im Mittel 18 Minuten (Kap. 7. Die Ausscheidung des mit einer Mahlzeit aufgenommenen Salzes dauert jedoch etwa die vierfache Zeit. Da die Salzexkretion jedoch nicht die ganze Zeit bei höchster Leistung verläuft, bedeutet das nicht zwangsläufig, daß die Rate des Salzumsatzes

die Geschwindigkeit der Nahrungssuche begrenzt. Bei einer maximalen Exkretionsrate der Salzdrüsen von 36ml/Std. pro g Salzdrüse (Schmidt-Nielsen 1960), einer Konzentration des Exkretionsflüssigkeit von 900 mmol Na⁺/l (McArthur & Gorman 1978) und einem Salzdrüsengewicht von 3,2g (McArthur & Gorman 1978) erreicht die Exkretionsrate von Eiderenten 0,1g/Minute. Für die Ausscheidung des Salzes einer Mahlzeit werden somit 43 Minuten bei maximaler Leistung der Salzdrüsen benötigt. Die Nahrung der Eiderente passiert den Verdauungstrakt etwa in einer Stunde (Swennen 1976). Die Rast nach einer Aktivitätsperiode dient vermutlich in erster Linie der Verdauung und dem Schalenknacken und die Nahrungssuche wird erst fortgesetzt wenn Oesophagus und Magen wieder leer sind. In den Wintermonaten liegt die Aufnahmegeschwindigkeit der Eiderenten jedoch sehr hoch und bei Niedrigwasser folgt einer Gründelperiode von 18 Minuten eine gleichlange Rast (Kap.7). Diese Aufnahmegeschwindigkeit wird bei günstigen Bedingungen über mehrere Stunden beibehalten. Für die Salzexkretion einer Mahlzeit stehen dann im Mittel 36 Minuten zur Verfügung, was dem berechneten Mindestwert von 43 Minuten nahe kommt. Im Winter muß Salz während der Nahrungssuche über mehrere Stunden mit der höchsten Leistung ausgeschieden werden. Eiderenten können mit einer Rate von 0,1 g/Minute an einem Tag 144g Salz ausscheiden. Dies ist das Doppelte bis Dreifache der tatsächlich anfallenden Menge. Diese "Überkapazität" der Exkretionsmöglichkeit unterstreicht die Bedeutung einer hohen Exkretionsrate, die garantieren muß, daß Perioden mit einer hohen Nahrungsaufnahme nicht zu osmotischem Streß führen.

Die Ergebnisse leiten zu der Schlußfolgerung, daß die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme der Eiderenten im Königshafen nicht durch die Salzaufnahme begrenzt wird. Die Bedeutung der Salzaufnahme für den Energiehaushalt ist als gering einzustufen, da lediglich 2-3% des täglichen Energiebedarfs für den Salzumsatz aufgewendet werden müssen. Die Salzaufnahme dürfte dementsprechend keine Bedeutung für die Größenselektion haben. Mit der Wahl bestimmter Muschelgrößen können Eiderenten die Salzaufnahme verringern (s. Abb. 6.1). In Anbetracht der wesentlich höheren Kosten für den Erwerb der Nahrung (Tauchen), die mechanische Verarbeitung der Schalen, das Aufwärmen der Nahrung usw., ist es weitgehend auszuschließen, daß der anteilige Salzgehalt der Muscheln im Rahmen der festgestellten Spanne die Wahl bestimmter Muschelgrößen beeinflusst.

Die Salzexkretion der Eiderenten läuft während der Nahrungssuche im Winter über längere Zeit mit der höchstmöglichen Rate. Dies weist darauf hin, daß die Salzaufnahme unter anderen Bedingungen die Nahrungswahl und Aufnahmegeschwindigkeit der Eiderenten beeinflussen kann. Regionale oder saisonale Unterschiede in der Kondition der Muscheln können erhebliche Verschiebungen des relativen Salzgehalts bewirken. Je nach Standort kann der Fleischgehalt einer Miesmuschel im Wattenmeer im Winter nur 50% der im Königshafen gemessenen Werte betragen (z.B. Pulfrich 1995). Es ist jedoch weitgehend auszuschließen, daß Eiderenten ihre

Exkretionsrate verdoppeln können, was notwendig wäre, um in diesem Fall die Aufnahmegeschwindigkeit konstant zu halten.

Die energetischen Kosten des Salzumsatzes werden durch den Wassergehalt der Nahrung bestimmt, der bei anderen Mollusken des Wattenmeeres in der gleichen Größenordnung wie bei Miesmuscheln liegt. Der Wassergehalt der Plattmuschel *Macoma balthica* beträgt im Mittel 54% und der Herzmuschel 56% des Lebendnaßgewichts (Zwarts & Blomert 1992). Der relative Salzgehalt beträgt 0,3 bis 0,4g/g AFTG für *Macoma* und 0,5g/g AFTG für *Cerastoderma*. Der Energiebedarf für den Salzumsatz wird bei Vögeln, die sich von diesen Muscheln ernähren, etwa 3-4% ihres Energieumsatzes betragen.

Eine insgesamt größere Bedeutung der Salzaufnahme ist bei kleineren Vogelarten zu erwarten, deren gewichtsspezifische Nahrungs-, und damit Salzaufnahme höher liegt. Knutts *Calidris canutus*, die sich von 10 bis 15mm langen *Macoma* ernähren (Zwarts & Blomert 1992, Piersma et al. 1993b) und einen täglichen Energieumsatz von 372 kJ erreichen (Poot & Piersma 1994), benötigen pro Tag 22 g AFTG und nehmen damit 6,6 g Salz auf. Die gewichtsbezogene Salzaufnahme beträgt für einen 140 g schweren Knutt damit 47mg/g Körpergewicht. Dies ist nahezu doppelt so viel wie bei Eiderenten. Das Gewicht der Salzdrüsen beim Knutt erreicht 0,22g und liegt damit deutlich über den von anderen Watvögeln erreichten Größen (Piersma 1994). Mit einer maximalen Leistung der Salzdrüsen von 36 ml/Std. pro Gramm Salzdrüse und einer Konzentration der ausgeschiedenen Salzlösung von 900 mmol Na⁺/l (Schmidt-Nielsen 1990) kann ein Knutt 10g Salz pro Tag ausscheiden. Dies liegt lediglich 50% über der täglichen Salzaufnahme. Knutts, die bei Niedrigwasser auf den freifallenden Wattflächen nach Nahrung suchen, haben nur zeitlich begrenzten Zugang zu den Nahrungsgründen und sind daher auf eine hohe Aufnahmerate angewiesen. Mit einer Aufnahmerate von 0,63 mg/s (Zwarts & Blomert 1992) benötigen sie 10 Stunden um den täglichen Nahrungsbedarf zu decken. Die Salzaufnahme würde in dieser Zeit um etwa 60% über der errechneten Exkretionsrate liegen. Tatsächlich verteilt sich die Nahrungssuche auf einen Zeitraum von 12 bis 16 Stunden pro Tag (Piersma et al. 1994), was vermutlich gerade ausreicht, um eine Balance zwischen Salzaufnahme und -exkretion zu erreichen.

Die vorhandenen Daten weisen auf eine enge Balance zwischen der Salzaufnahme und der Kapazität des Salzumsatzes bei muschelfressenden Vögeln hin. Es kann derzeit nicht beantwortet werden, ob die Salzaufnahme tatsächlich die Geschwindigkeit der Nahrungssuche limitiert, da nicht bekannt ist, was die Kapazität des Salzumsatzes begrenzt. Der Salzgehalt der Nahrung ist jedoch vor allem in Zeiten mit hohem Nahrungsbedarf als ein wichtiges Kriterium für die Nahrungswahl einzustufen. Der anteilige Salzgehalt der Muscheln ändert sich in Abhängigkeit zum Fleischgehalt. Dieser unterliegt bedeutenden saisonalen Schwankungen. Im Laufe des Winters oder als Folge des Ableichens können Muscheln - wie erwähnt - die

Hälfte ihres Fleischgewichts verlieren, wodurch sich der relative Salzgehalt verdoppelt. Da Eiderenten und Knutts bereits mit den höchsten bekannten Salzaufnahmeraten leben, ist es unwahrscheinlich, daß diese noch einmal verdoppelt werden können. Beispiele von anderen Arten zeigen, daß teilweise eher Verhaltensweisen für die Verminderung der Salzaufnahme in den Vordergrund treten (Mahoney & Jehl 1985 a und b). Die Untersuchung unterstreicht daher die Bedeutung der Salzaufnahme für die Nahrungswahl muschelfressender Vögel, auch wenn im vorliegenden Fall der Eiderenten keine Beeinträchtigungen festgestellt werden konnten.

7. Aktivitäts- und Energiebudget

Die optimale Nutzung der Ressourcen Zeit und Energie erfordert von Tieren zu "entscheiden", wann sie auf Nahrungssuche gehen und wieviel Nahrung sie zu einer bestimmten Zeit aufnehmen sollen. Viele Vögel verwenden auch in Perioden hoher Energieumsätze nur einen kleinen Teil der zur Verfügung stehenden Zeit für die Nahrungssuche. Im Rahmen endogen gesteuerter Tagesrhythmen (Aschoff 1981) können sie daher durch die Wahl des Zeitpunkts der Nahrungsaufnahme ihre Energiebilanz optimieren (z.B. Rijnsdorp et al. 1981). Bednekoff & Houston (1994) geben einen theoretischen Rahmen, wie die zeitliche Verfügbarkeit der Nahrung und der physiologische Status (Hunger) eines Vogels, den täglichen Verlauf der Nahrungsaufnahme steuern kann. Sie zeigen, wie unterschiedliche Verfügbarkeit der Nahrung und physiologische Faktoren, wie die Verdauungsgeschwindigkeit des Vogels, den zeitlichen Verlauf der Nahrungsaufnahme beeinflussen können.

Eiderenten erzielen mit der Aufnahme von Miesmuscheln, bei hohem energetischen Aufwand, nur einen relativ geringen Energiegewinn (Kap. 5). Sie können Nahrung gründelnd oder tauchend aufnehmen und sind daher in der Lage, die meisten Nahrungsgründe des Wattenmeeres zu jeder Tages- und Tidenzeit zu erreichen. Tidenbedingte Unterschiede im Wasserstand bestimmen jedoch, ob die Ente tauchen muß oder gründeln kann. Für die Minimierung der Energieausgaben ist es vorteilhaft, die Nahrungssuche auf die Niedrigwasserperiode zu beschränken, wenn die Nahrungssuche nur mit geringem Aufwand verbunden ist. In Kapitel 5 wurde jedoch gezeigt, daß die Ausnutzung der bei der Nahrungsverarbeitung freigesetzten Wärme von hoher Bedeutung für den Energiehaushalt sein kann. Dies läßt eine zeitliche Ausdehnung der Nahrungsaufnahme sinnvoll erscheinen. Die zeitliche Organisation der Nahrungssuche erfordert daher vermutlich eine Abwägung zwischen externen Faktoren, wie dem Tidenstand, und internen Faktoren, wie Verdauungsgeschwindigkeit und aktuellem Nahrungsbedarf.

In diesem Kapitel werden die saisonalen Veränderungen der zeitlichen Organisation der Nahrungssuche dargestellt. Anhand der Aktivitätsuntersuchungen und der in Kapitel 5 dargelegten Ergebnisse zur Nahrungsaufnahme und Nahrungsausnutzung wird ein saisonales Energiebudget für die Eiderenten des Königshafens erstellt. Ziel dieses Kapitels ist es die Steuerung des täglichen Aktivitäts- und Energiebudgets durch interne und externe Faktoren darzustellen.

7.1 Allgemeine Aktivitätsmuster

Dieses Kapitel beschäftigt sich überwiegend mit der zeitlichen Organisation der Nahrungssuche der Eiderente. Als Aktivität wird daher zunächst nur die Nahrungssuche betrachtet.

Der Schwerpunkt der Nahrungssuche lag in den Stunden um Niedrigwasser. Abbildung 7.1 zeigt ein typisches Beispiel der zeitlichen Verteilung der Nahrungssuche im Sommer. Zu Beobachtungsbeginn rastete etwa die Hälfte der 1000 Eiderenten, die sich zu dieser Zeit im Königshafen aufhielten, auf Uthörn. Mit ablaufendem Wasser verließen die Eiderenten in kleinen Gruppen den Rastplatz und schwammen - zumeist passiv mit der Strömung driftend - zur Nahrungssuche auf die Muschelbänke. Die höchste Aktivität wurde dort anderthalb Stunden vor Niedrigwasser festgestellt. Mit auflaufendem Wasser wurde die Nahrungssuche weitgehend eingestellt und die Zahlen auf dem Rastplatz, der zwischenzeitlich ganz geräumt wurde, stiegen wieder an. Für den Rest des Tages wurden keine weiteren mit der Nahrungssuche verbundenen Aktivitäten notiert.

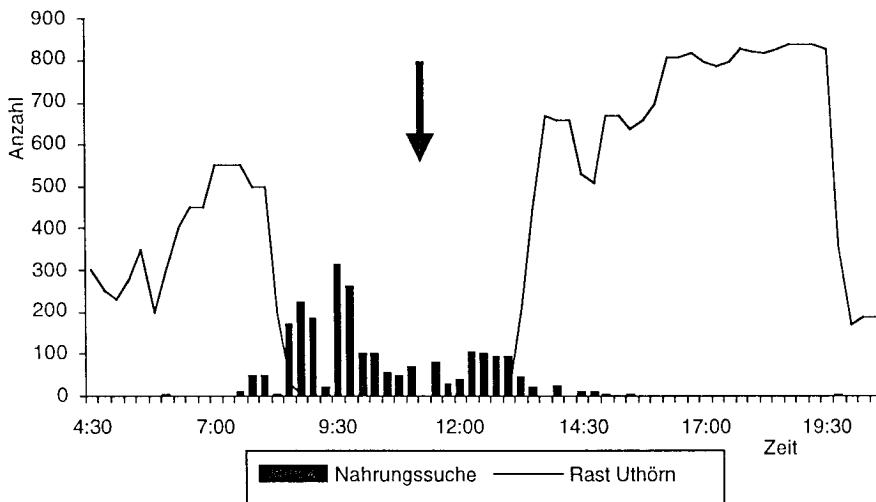


Abb. 7.1: Aktivitätsmuster der Eiderenten im Königshafen am 3. Juli 1992. Dargestellt sind die Anzahl Eiderenten auf dem Hochwasserrastplatz auf der Insel Uthörn und die Anzahl nahrungssuchender Eiderenten. Der Pfeil markiert den Zeitpunkt des Niedrigwassers.

Fig. 7.1: Activity pattern of eiders in the Königshafen on 3. July 1992. The figure shows the number of eiders at the high-tide roost at the island of Uthörn and the number of foraging eiders. The arrow indicates the time of low tide.

Die Miesmuschelbänke im Ausgang des Königshafens fielen bei einer normalen Tide für drei bis fünf Stunden trocken. Während dieser Zeit suchten die Eiderenten zunächst auf den Bänken, später an den Rändern der Bänke, nach geeigneten Miesmuscheln. Nur bei besonders niedrigen Wasserständen in Ostwindlagen fielen die Muschelbänke so weit trocken, daß sie für einige Zeit nicht erreichbar waren. Die Nahrungssuche beschränkte sich dann auf das umliegende Sublitoral oder wurde eingestellt. Bei Niedrigwasser dominierte das Gründeln als Technik für die Nahrungssuche. Häufig wurde bei Niedrigwasser keinerlei Tauchaktivität bemerkt. Nur

in Zeiten, wenn die Eiderentenbestände im Königshafen so hoch waren, daß ein Teil abseits der Muschelbänke nach Nahrung suchte, trat auch bei Niedrigwasser durchgehend hohe Tauchaktivität auf. Die Nahrungssuche gliederte sich jeweils in Aktivitätsperioden von 10 - 15 Minuten, die durch Rastzeiten von meist 20 - 60 Minuten unterbrochen wurden. Für die Rast erkletterten die Eiderenten oft Muschelbulte oder sie verdrifteten langsam auf dem Wasser. Die Nahrungs- und Rastgebiete waren daher häufig räumlich getrennt.

Direktbeobachtungen individuell markierter Eiderenten zeigten, daß die einzelnen Individuen nur Teile der Muschelbänke nutzten und bestimmte Nahrungsplätze täglich wieder aufsuchten. Dabei wurde entweder eine Reihe bestimmter Nahrungsplätze in konstanter Folge Tag für Tag aufgesucht; oder die Nahrungssuche beschränkte sich auf einen einzigen Bereich einer Muschelbank, der mitunter auch bei Hochwasser genutzt wurde. Diese Routine bei der Nahrungssuche wurde von den Eiderenten mitunter über mehrere Wochen beibehalten und wurde, wenn die Nahrungsplätze einmal wechselten, gegen eine andere ersetzt. Die konstanten individuellen Verhaltensmuster waren eine beträchtliche Erleichterung bei der Direktbeobachtung markierter Eiderenten.

Die Eiderenten verließen den Rastplatz meist in Gruppen zwischen 10 und 100 Exemplaren, die jedoch keine festen Einheiten bildeten, sondern laufend ineinander übergingen oder sich auflösten. Die Nahrungssuche selbst war allgemein kaum mit den in nächster Nähe aktiven Enten synchronisiert. Beginn und Beendigung der einzelnen Aktivitätsperioden erfolgten unabhängig von der Aktivität der benachbarten Enten. Häufig kam es in den Nahrungs-, aber auch in den Rastgebieten zu heftigen Auseinandersetzungen zwischen Eiderenten, ohne daß diese jedoch bestimmte Bereiche verteidigten. Im Herbst, wenn der Bestand im Königshafen auf bis zu 5000 Exemplare anstieg, schloß sich ein Teil der Eiderenten zu Schwärmen von mehreren hundert Exemplaren zusammen. Innerhalb dieser Schwärme gab es oft ein oder mehrere Aktivitätszentren, in denen die Eiderenten intensiv tauchten während der größte Teil des Schwarmes meist inaktiv war. Zur Nahrungssuche schwammen die Enten in die Aktivitätszentren hinein, aus denen sie nach Beendigung der Nahrungssuche wieder hinausdrifteten. Es handelte sich aber auch hierbei um sehr lose Schwärme, die sich rasch auflösten, wenn sie mit der Tide in andere Bereiche verdrifteten.

Art und Umfang der Nahrungssuche unterlagen diurnalen, tidalen und saisonalen Schwankungen. Für die Untersuchung der Aktivitätsmuster wurden drei unterschiedliche Methoden angewendet, deren Ergebnisse zunächst getrennt dargestellt werden, um anschließend aus den einzelnen Ergebnissen ein saisonales Aktivitäts- und Energiebudget zu berechnen.

7.2 Beobachtungen am Gesamtbestand (Scan-Sampling)

Die Eiderenten waren bei Sonnenaufgang oft inaktiv. Die Anzahl Eiderenten auf dem Hochwasserrastplatz erreichte in den Wintermonaten die höchsten Werte, wenn das erste Hochwasser eines Tages in die Morgenstunden fiel (Abb. 7.2). Lag das Hochwasser später am Tage, nutzten deutlich weniger Eiderenten den Hochwasserrastplatz. Auch wenn die Muschelbänke bei Sonnenaufgang trockengefallen waren, wurde oft zunächst keine oder nur sehr geringe Aktivität registriert. Die Eiderenten rasteten dann für einige Zeit auf den Muschelbulten oder auf dem Wasser, bevor sie mit der Nahrungssuche begannen.

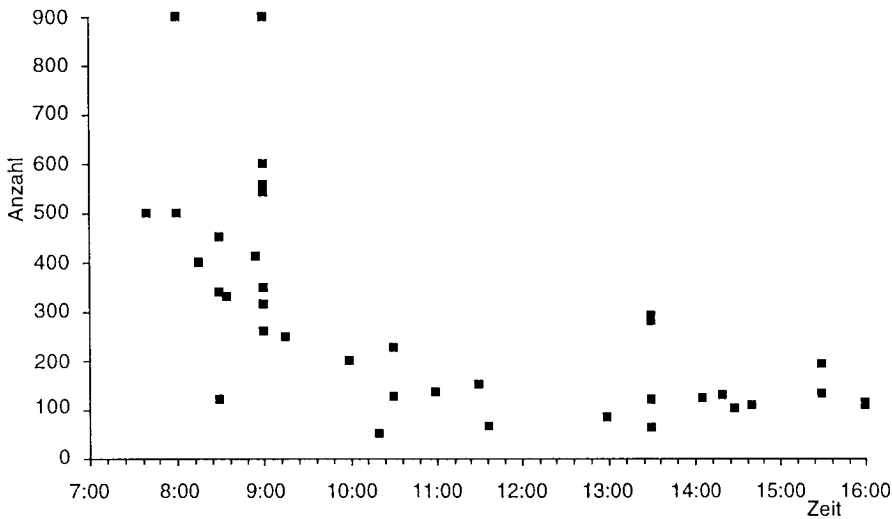


Abb. 7.2: Einfluß der Tageszeit auf die Besetzung des Hochwasserrastplatzes Uthörn. Dargestellt ist die Anzahl Eiderenten, die bei Hochwasser auf Uthörn rastete gegen die Tageszeit für die Monate November bis März. Der Einfluß der Tageszeit ist statistisch signifikant (ANOVA, $p < 0,001$).

Fig. 7.2: Diurnal pattern of occupation of the high-tide roost on Uthörn. The figure shows the number of eiders roosting on Uthörn at high tide against the time of day for the period of November to March. The diurnal influence is significant (ANOVA, $p < 0,001$).

In den Wintermonaten waren die Eiderenten während der gesamten Helligkeitsperiode aktiv (Abb. 7.3). Ein großer Teil der Eiderenten blieb dann auch bei Hochwasser in den Nahrungsgebieten, die sich teilweise mit der Tide verlagerten, und nur ein geringer Anteil ging bei Hochwasser auf den Rastplatz Uthörn (Abb. 7.2). Die Nahrungssuche wurde bei einsetzender Dämmerung fortgesetzt. Solange die Sichtbedingungen abends noch ausreichten, um die Aktivität zu ermitteln, konnte kein Abflauen der Nahrungssuche bemerkt werden. Art und Umfang der Nahrungssuche wurden am auffälligsten durch die Tiden beeinflusst. Während bei Niedrigwasser Aktivitätswerte bis zu 80% erreicht wurden, überstiegen sie bei Hochwasser kaum 20%.

Abbildung 7.3 zeigt deutliche Unterschiede in der Aktivität an einzelnen Tage. Die Aktivität am 18. Februar 1992 lag mit 29% Gründeln und 10% Tauchen fast doppelt

so hoch wie am 14. Februar 1992 mit 12% Tauchen und 10% Gründeln innerhalb der neunstündigen Beobachtungsperioden.

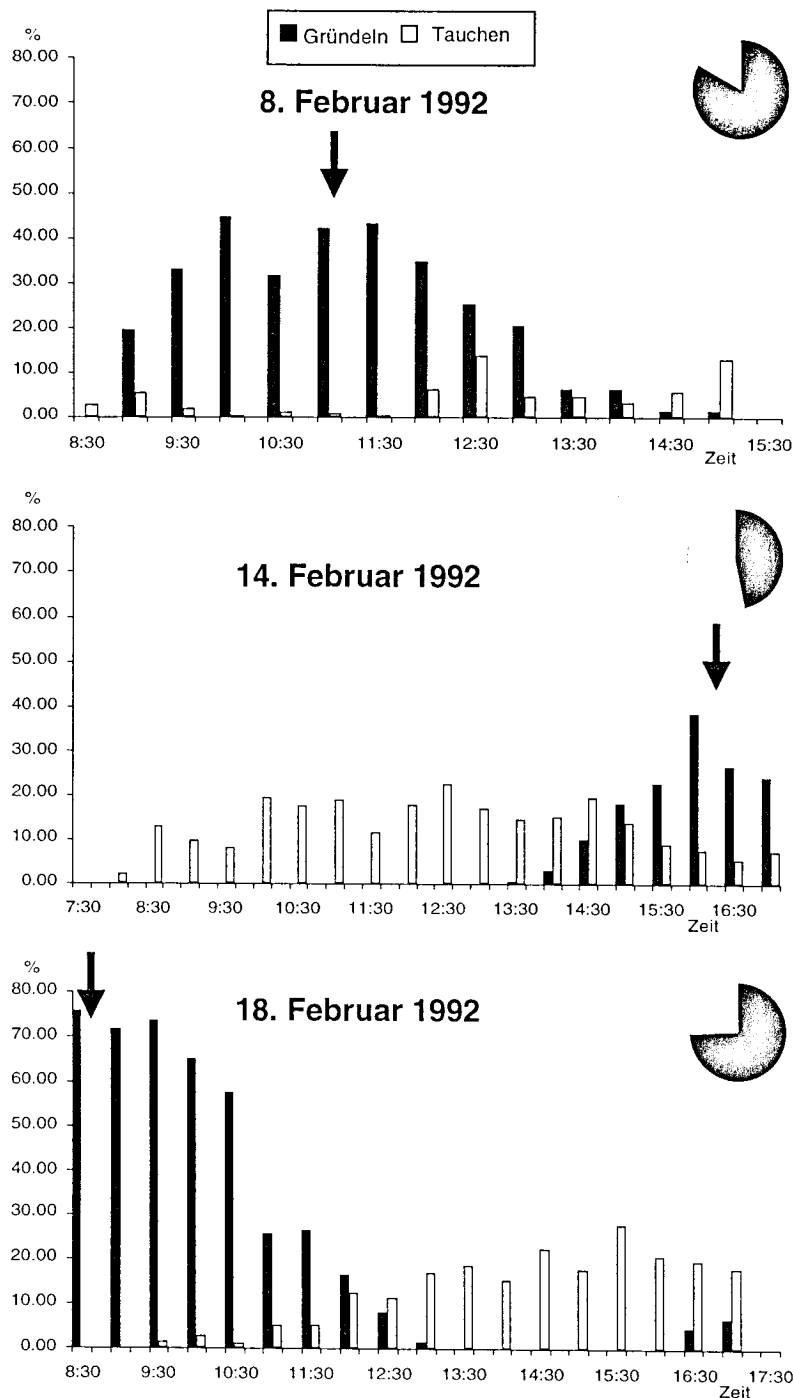


Abb. 7.3: Aktivitätsrhythmus der Eiderente im Februar. Dargestellt sind die Ergebnisse halbstündiger Scan-Beobachtungen aus dem Königshafen bei denen der Anteil nahrungssuchender Eiderenten ermittelt wurde. Die Pfeile kennzeichnen die Niedrigwasserzeiten. Die Kreisdiagramme zeigen den Anteil der beiden Nahrungssuchetechniken an der Nahrungssuche.

Fig. 7.3: Activity pattern of eiders in February. Results of scan sampling at half hour intervals during which the proportion of foraging eiders was estimated in the Königshafen. Arrows indicate the time of low tide. Pies show the proportion of head-dipping (black) and diving (white).

In den Sommermonaten beschränkte sich die Nahrungssuche fast ausschließlich

auf sechs Stunden um Niedrigwasser, mit sechs bis achttündigen Rastphasen während des Hochwassers (Abb. 7.4). Wenn die Rastplätze auf Uthörn und dem Lister Haken ungestört waren, verbrachten die Eiderenten oft mehr Zeit an Land als auf dem Wasser (s. Abb. 7.1). Lagen beide Niedrigwasser eines Tages in der Helligkeitsperiode, wurden etwa gleiche Aktivitäten erreicht. Im Spätsommer ging die Aktivität, wenn das Niedrigwasser in die Tagesmitte fiel, sogar deutlich zurück. Abbildung 7.4 verdeutlicht wiederum erhebliche Unterschiede in der Aktivität an einzelnen Tagen während der Helligkeitsperiode. Der Befund, daß die Aktivität an Tagen mit einem Niedrigwasser in der Helligkeitsperiode nicht höher war als an Tagen mit zwei Niedrigwassern in der Helligkeitsperiode, ist ein deutlicher Hinweis, daß die Eiderenten auch nachts Nahrung suchten. Die Nahrungssuche wurde auch bei einsetzender Dämmerung fortgesetzt und wie im Winter war, solange die Beobachtungsbedingungen es zulassen, kein deutlicher Rückgang der Aktivität zu erkennen.

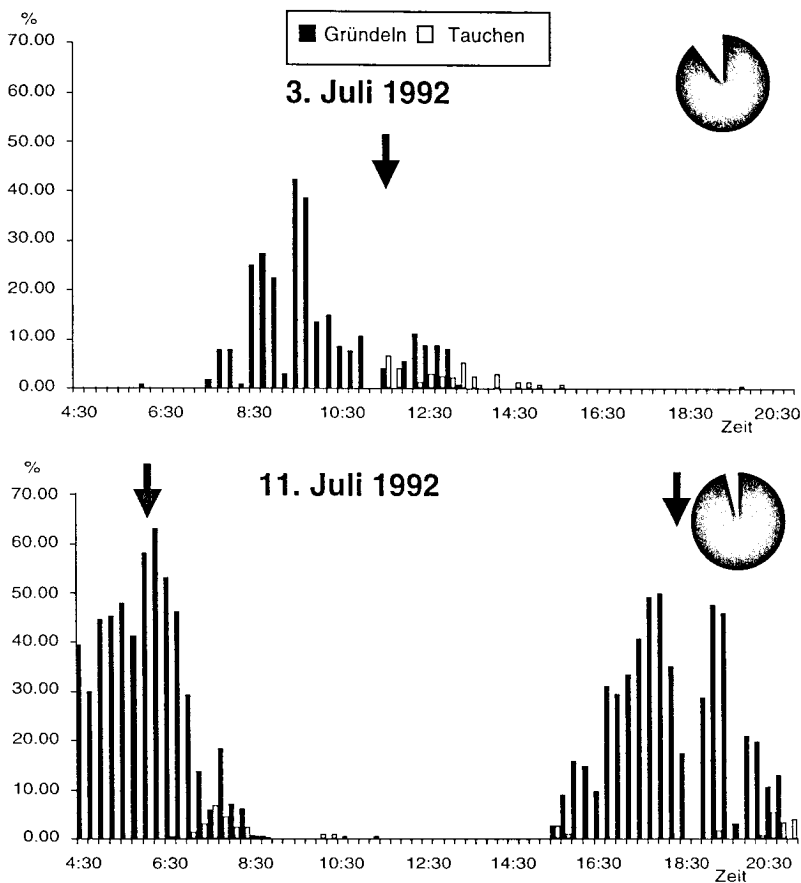


Abb. 7.4: Aktivitätsrhythmus der Eiderente im Juli. Dargestellt sind die Ergebnisse viertelstündiger Scan-Beobachtungen aus dem Königshafen bei denen der Anteil nahrungssuchender Eiderenten ermittelt wurde. Die Pfeile kennzeichnen die Niedrigwasserzeiten. Die Kreisdiagramme zeigen die Anteile der beiden Nahrungssuchetechniken.

Fig. 7.4: Activity pattern of eiders in July. Results of scan sampling at 15-minute intervals during which the proportion of foraging eiders was estimated in the Königshafen. Arrows indicate the time of low tide. Pies show the proportion of head-dipping (black) and diving (white).

Neben den Tiden beeinflusste auch die Tageszeit den Aktivitätsrhythmus der Eiderente. Für die Wintermonate konnte jedoch anhand der Scan Daten kein signifikanter

Zusammenhang zwischen Aktivität und Tageszeit belegt werden (Tab. 7.1). Die Zählungen am Hochwasserrastplatz belegen jedoch, daß die Tageszeit auch in diesem Zeitraum die Aktivität der Eiderenten beeinflusste (Abb. 7.2).

Tab. 7.1: Einfluß von Tageszeit und Tide auf die Aktivität von Eiderenten im Königshafen. Angegeben sind die Daten der Varianzanalyse für die in drei Zeiträumen zusammengefaßten Scan Daten. Der Stichprobenumfang (n) gibt die Anzahl der durchgeführten Scans an.

Tab. 7.1: Influence of time of day and tide on the activity pattern of eiders. Significance levels of an analysis of variance. The data were pooled for three time periods; n indicates the numbers of scans.

Monate	Aktivität		p	n
Juni - Juli	gründeln	Zeit	0.000	462
		Tide	0.000	
	tauchen	Zeit	0.000	
		Tide	0.000	
August - September	gründeln	Zeit	0.000	854
		Tide	0.000	
	tauchen	Zeit	0.000	
		Tide	0.000	
November - März	gründeln	Zeit	n.s.	164
		Tide	0.000	
	tauchen	Zeit	n.s.	
		Tide	0.002	

Zur Verdeutlichung des Einflusses der Tageszeit wird in Abbildung 7.5 die Aktivität bei Niedrigwasser dargestellt. Es wurde dafür der Zeitraum mit der höchsten Aktivität ausgewählt und mittels Varianzanalyse getestet, daß für den ausgewählten Zeitraum kein Einfluß der Tide auf die Aktivitätsrate besteht. Der Tagesrhythmus der Eiderente unterliegt demnach saisonalen Schwankungen. Für den Zeitraum Juni-Juli wird nur schwach deutlich, daß die Niedrigwasseraktivität in den Morgen- und Abendstunden höher als in der Tagesmitte liegt. Im August und September ist die Niedrigwasseraktivität in den Morgen- und Abendstunden dagegen nahezu zehnfach höher als zur Tagesmitte. Wenn ein Niedrigwasser in dieser Zeit in die Tagesmitte fiel, verbrachten die Eiderenten kaum Zeit mit der Nahrungssuche. Das weist darauf hin, daß sie überwiegend nachts Nahrung suchten. Die Nahrungssuchaktivität verlagerte sich also im Laufe des Sommers zunehmend in die Nacht, wobei aufgrund der Bindung an die Niedrigwasserperiode kein reiner Tag-/Nachtrhythmus möglich war. Für die Wintermonate läßt sich kein Einfluß der Tageszeit auf die Gründelaktivität absichern. Die Aktivität war jedoch etwas höher, wenn das Niedrigwasser in die erste Tageshälfte fiel.

Der Einfluß der Tageszeit auf die Tauchaktivität ist weniger ausgeprägt als beim Gründeln. Im Zeitraum August-September und in den Wintermonaten stieg die

Tauchaktivität in der zweiten Tageshälfte an. Der Anstieg ist jedoch für die Wintermonate nicht signifikant. Für den Zeitraum Juni-Juli ist trotz signifikanter Einwirkung der Tageszeit kein klarer Trend sichtbar, was vermutlich auch mit der sehr geringen Tauchaktivität in dieser Zeit zusammenhängt.

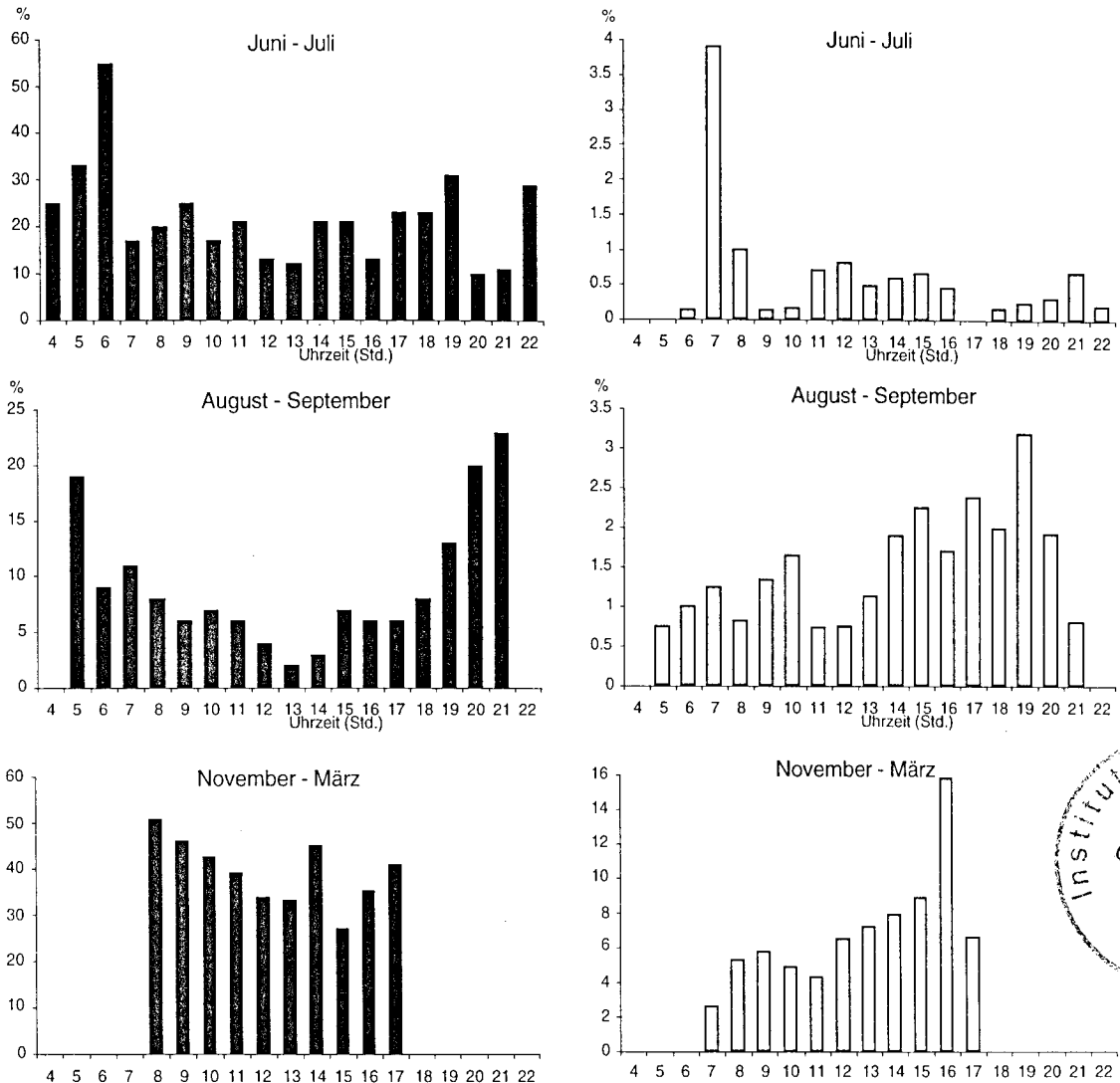


Abb. 7.5: Einfluß der Tageszeit auf die Aktivität bei Niedrigwasser (links gründeln, rechts tauchen). Mittlere Aktivitäten der Stunden mit der höchsten Aktivität. Für die Monate Juni bis September ist dies die Zeit von zweieinhalb Stunden vor bis eineinhalb Stunden nach Niedrigwasser. Für die Wintermonate ist dies die Zeit von zwei Stunden vor bis zwei Stunden nach Niedrigwasser für Gründeln. Die Tauchaktivität in den Wintermonaten wurde für alle Daten berechnet, da sie dann nicht auf die Niedrigwasserperiode beschränkt ist.

Fig. 7.5: Diurnal pattern in the foraging activity at low tide (left head-dipping, right diving) as determined by scan-sampling. Mean activities for the periods of highest activities. For the periods of June to September this is 2.5 hours before to 1.5 hours after low tide. For head-dipping in winter this is from 2.0 hours before to 2.0 hours after low tide. For diving in winter all data were considered as eiders dive in winter during all tidal stages.

Der Einfluß der Tide dominiert, da der Stand der Tide die Zugänglichkeit der Muschelbänke für Eiderenten bestimmt, wenn sie gründelnd nach Nahrung suchen wol-

len. Auch der Tidenrhythmus verändert sich im Jahresverlauf. In den Sommermonaten war die Gründelaktivität bei ablaufendem Wasser deutlich höher als bei auflaufendem Wasser. Im Winter wurde die Niedrigwasserperiode dagegen etwa gleichmäßig für die Nahrungssuche genutzt (Abb. 7.6). In den Sommermonaten beschränkte sich die Tauchaktivität auf die Niedrigwasserperiode, während in den Wintermonaten die Tauchaktivität bei Niedrigwasser am geringsten war und gegen Hochwasser anstieg. Der Unterschied erklärt sich dadurch, daß in den Sommermonaten ein kleiner Teil der Eiderenten nur tauchend nach Nahrung suchte, während der größte Teil der Eiderenten nur gründelte. Beide Gruppen waren nur bei Niedrigwasser aktiv. In den Wintermonaten suchte dagegen der größte Teil der Eiderenten, die bei Niedrigwasser gegründelt hatten, bei Hochwasser tauchend nach Nahrung.

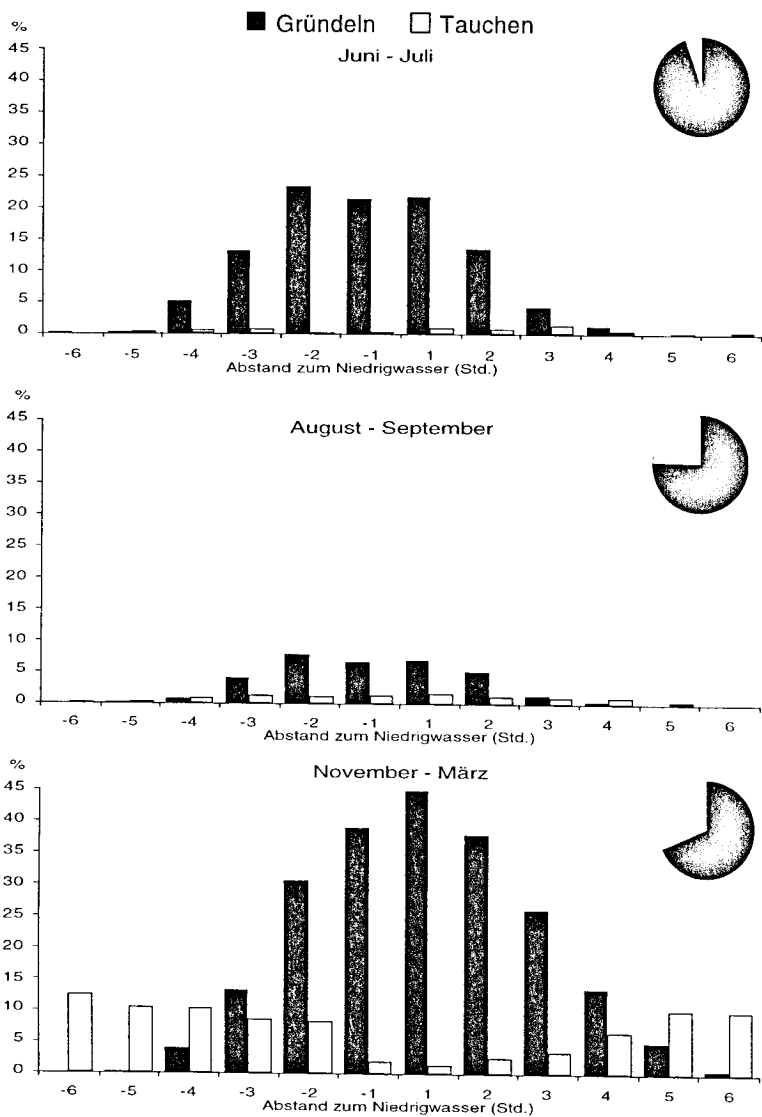


Abb. 7.6: Tideabhängigkeit der Nahrungssuchaktivität von Eiderenten. Angegeben ist die mittlere Aktivität nach Scan-Beobachtungen im Bezug zum Niedrigwasser. Die Kreisdiagramme zeigen den Anteil von Gründeln und Tauchen an der Gesamtaktivität.

Fig. 7.6: Tidal pattern in the foraging activity of eiders. Mean activities as determined by sac-sampling. The pies give the proportion of head-dipping (white) and diving (black).

Der zeitliche Aufwand für die Nahrungssuche veränderte sich deutlich im Jahresverlauf (Abb. 7.6). Die höchste Aktivität bei Niedrigwasser erreichte in den Wintermonaten im Mittel 45%, im Zeitraum Juni-Juli nur 22% und im Zeitraum August-September sogar nur 7%. Bei einer Tide während der Helligkeitsperiode verbrachten die Eiderenten 3, 1 bzw. 1/2 Stunden mit der Nahrungssuche. Nach den Ergebnissen der Scan-Beobachtungen fiel der tägliche Zeitaufwand für die Nahrungssuche im Königshafen ab Mai deutlich ab und erreichte im September den niedrigsten Wert (Abb. 7.7). Ab Oktober stiegen die Werte dann wieder deutlich an. Der Rückgang der Aktivität erfolgte in zwei Phasen. Von März bis Mai nahm die Aktivität um zwei Drittel ab und blieb bis Juli etwa konstant. Im August erfolgte dann ein weiterer Rückgang der Aktivität, der vor allem in der zweiten Augushälfte deutlich wurde. Von Mitte August bis Mitte September nahm die mittlere Aktivität um etwa 75% ab. Die mittlere Aktivität während der Helligkeitsperiode veränderte sich im Jahresverlauf somit um den Faktor 20.

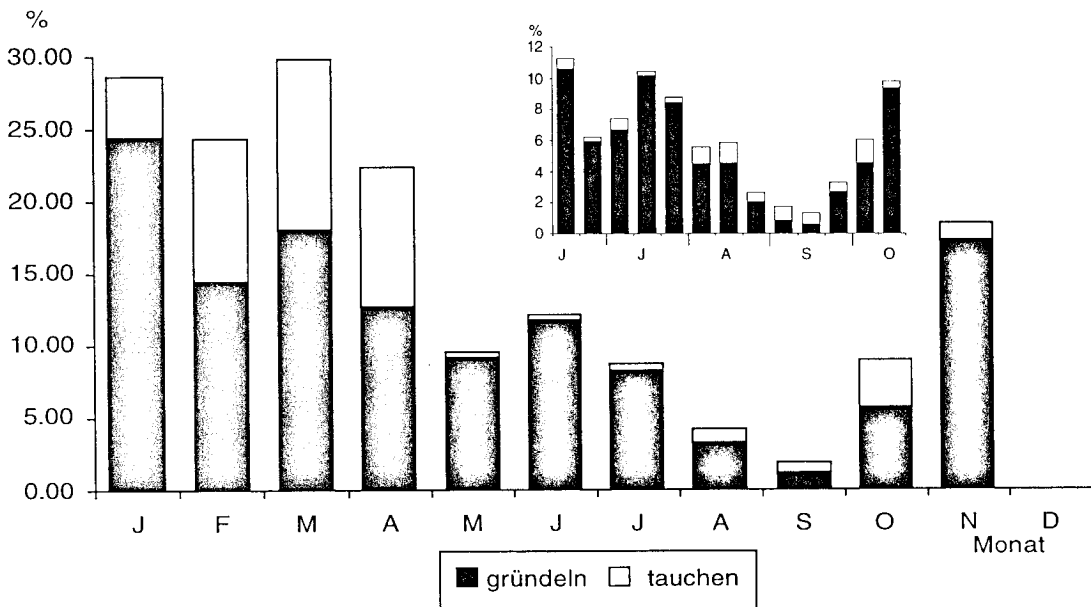


Abb. 7.7: Saisonale Entwicklung des Zeitaufwandes für die Nahrungssuche pro Tide. Angegeben ist die mittlere Aktivität für eine Tide (Hochwasser bis Hochwasser) in der Helligkeitsperiode. Die eingelassene Grafik zeigt die Entwicklung in den Sommermonaten nach Dekaden aufgeschlüsselt. Die Werte geben das Mittel der Beobachtungen an, die nicht alle Tageszeiten gleichmäßig abdecken.

Fig. 7.7: Seasonal changes in foraging activity. Mean activity per tide (high tide to high tide) in daylight. The inset shows the change of foraging activity during the summer months in decades. Mean values of all scans. Scans are not evenly distributed over the daytime period.

7.3 Telemetrische Untersuchung der Tauchaktivität

Neben dem gründelnden Nahrungserwerb tauchten Eiderenten vor allem in den Wintermonaten ausgiebig bei Hochwasser auf den Muschelbänken. Das Tauchen war - wetterbedingt - an manchen Tagen die einzige Möglichkeit des Nahrungserwerbs. Mit der kontinuierlichen Registrierung der Tauchaktivität können lange Serien

der durch Tageszeit und Tiden beeinflussten Aktivitätsmuster von einzelnen Individuen gewonnen werden. Die Methode liefert so einen wichtigen Beitrag zur Erstellung quantitativer Aktivitätsbudgets, auch wenn die Telemetriedaten allein dafür nicht genügen würden.

Eiderenten tauchten im Königshafen meist 15 bis 30 Sekunden lang. Etwa 10% der Tauchgänge waren kürzer als 10 Sekunden. Ein erheblicher Teil dieser kurzen Tauchgänge diente dazu, Muschelklumpen, die bei der Bearbeitung an der Oberfläche verloren wurden, wieder aufzunehmen. 2% der Tauchgänge dauerten länger als 40 Sekunden. Die Aufzeichnungen der Tauchaktivität illustrieren die bereits beschriebene Einteilung der Nahrungssuche in abwechselnde Aktivitäts- und Rastperioden (Abb. 7.8).

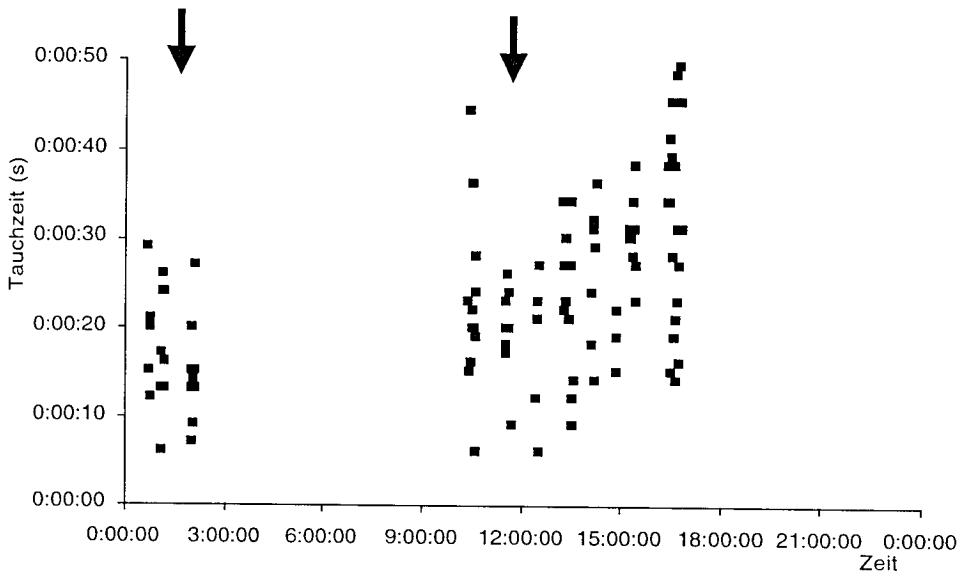


Abb. 7.8: Aufzeichnung der Tauchaktivität eines adulten Eidererpels am 14. Januar 1993. Aufgetragen ist die Dauer und der Zeitpunkt der registrierten Tauchgänge. Die Pfeile markieren die Niedrigwasserzeiten.

Fig. 7.8: Recording of the diving activity of an adult male eider on 14 January 1993. The figure shows the duration of the dives in relation to the time of the day. Arrows indicate low tide.

Die Dauer der Tauchgänge wurde von dem Tidenstand beeinflusst und nahm mit steigendem Wasserstand zu (Abb. 7.9). Bei Hochwasser tauchten Eiderenten um fast 10 Sekunden länger als bei Niedrigwasser. Bei Hochwasser müssen die Eiderenten im Bereich der Miesmuschelbänke zwei bis drei Meter tief tauchen. In Prielen und im weiteren Bereich um die Miesmuschelbänke werden bis zu fünf Meter erreicht. Der mittlere Tidenhub beträgt bei List 1,8m (BSH, Tidenkalender). Tauchzeiten und nachfolgende Pausenzeiten waren nur schwach korreliert und eine tidale Veränderung der Pausenzeiten läßt sich nicht absichern. Eine signifikante Beziehung zwischen Tauchzeit und Pausenzeit (lineare Regression, $r^2=0,12$, $p=0,001$, $n=374$) läßt sich anhand der Telemetriedaten nur für nächtliche Tauchgänge absichern. Die Pausenzeiten waren nachts mit 35 Sekunden (± 22 , $n=374$) signifikant länger als die Pausenzeiten am Tag mit 27 Sekunden (± 17 , $n=1543$, nur Daten der

2. bis 4. Dekade berücksichtigt) (t-test, $p=0.0001$), obwohl die Tauchzeiten nachts mit 20,6 Sekunden (± 9 , $n=375$) signifikant kürzer waren als am Tag mit 21,4 Sekunden (± 9 , $n=1543$, nur Daten der 2. bis 4. Dekade berücksichtigt) (t-test, $p=0.0001$).

Bei der Betrachtung der Tauchdaten wird nicht immer deutlich, daß Eiderenten die Niedrigwasserperiode für die Nahrungssuche bevorzugen (Abb. 7.9). Das in Abbildung 7.9 dargestellte Beispiel zeigt die Tauchaktivität eines adulten Eidererpels im Januar und Februar, der vor allem bei Niedrigwasser tauchte. Dem wird das Aktivitätsmuster eines Weibchens gegenübergestellt, das bei Niedrigwasser nur wenig tauchte. Die unterschiedliche Dauer der Tauchgänge der beiden Exemplare weist darauf hin, daß sie unterschiedliche Nahrungsgebiete nutzten: das Männchen tauchte vor allem im Sublitoral unterhalb der Miesmuschelbänke; das Weibchen wurde mehrfach bei auflaufendem Wasser im Oddewatt beobachtet, das bei Niedrigwasser trockenfällt. Bei beiden Individuen kann jedoch der Anteil des Tauchens an der Nahrungssuche anhand der Telemetriedaten nicht ermittelt werden. Die Anzahl aufgezeichneter Tauchgänge pro Tag schwankte bei dem Männchen zwischen

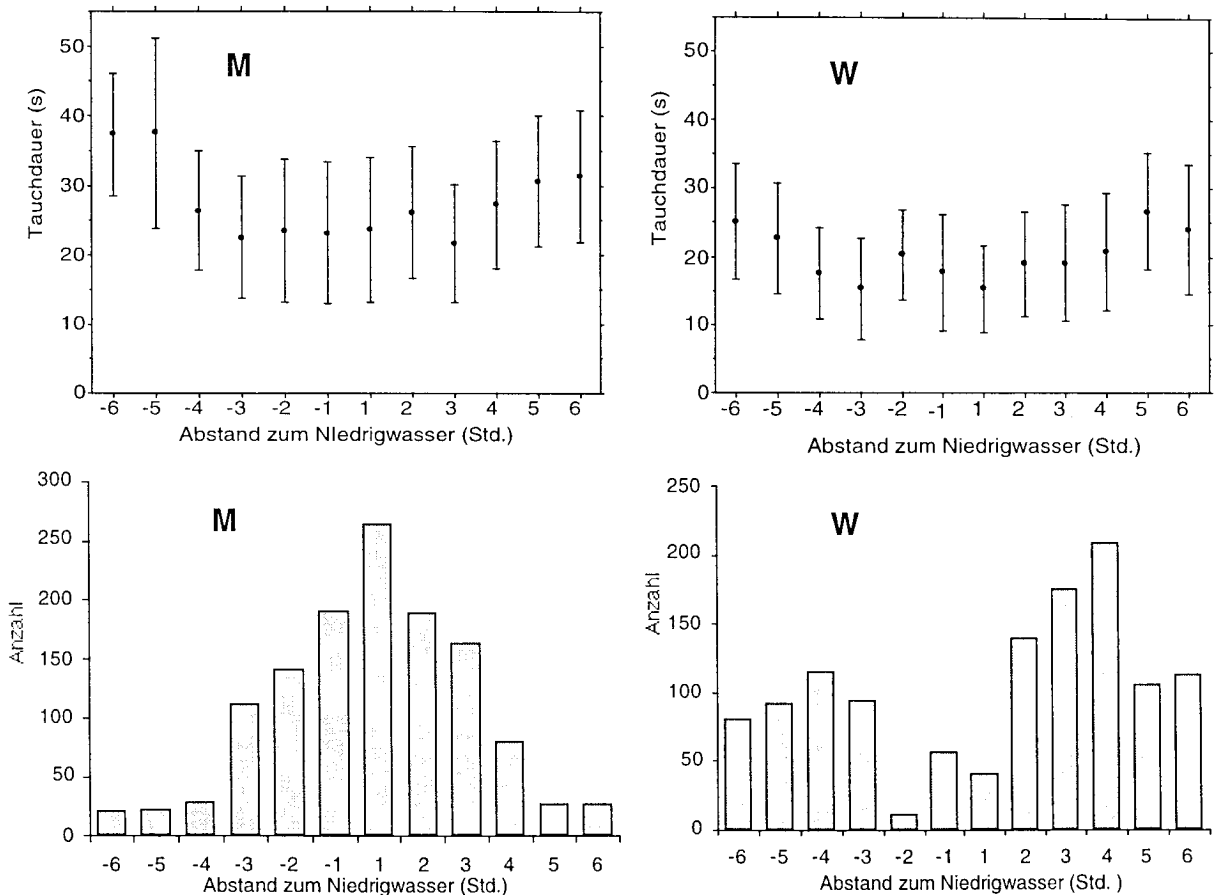


Abb. 7.9: Einfluß der Tide auf Dauer der Tauchgänge (Mittelwert und Standardabweichung) und Verteilung der Tauchaktivität. Dargestellt sind die Daten eines adulten Männchens (links) und eines adulten Weibchens (rechts) aus dem Zeitraum Januar bis März 1993. Die oberen Grafiken zeigen die mittleren Längen der Tauchgänge, die unteren Grafiken die Anzahl der registrierten Tauchgänge in Bezug zum Niedrigwasser.

Fig. 7.9: Tidal pattern of diving duration (upper figures; mean and standard deviation) and distribution of dives in relation to the state of tide (lower figures). Data for an adult male (left) and an adult female (right) which were studied from January to March 1993.

57 und 138, bei dem Weibchen zwischen 12 und 181. Vor allem die Daten des Weibchens weisen auf Gründelaktivität dieses Exemplares bei Niedrigwasser hin.

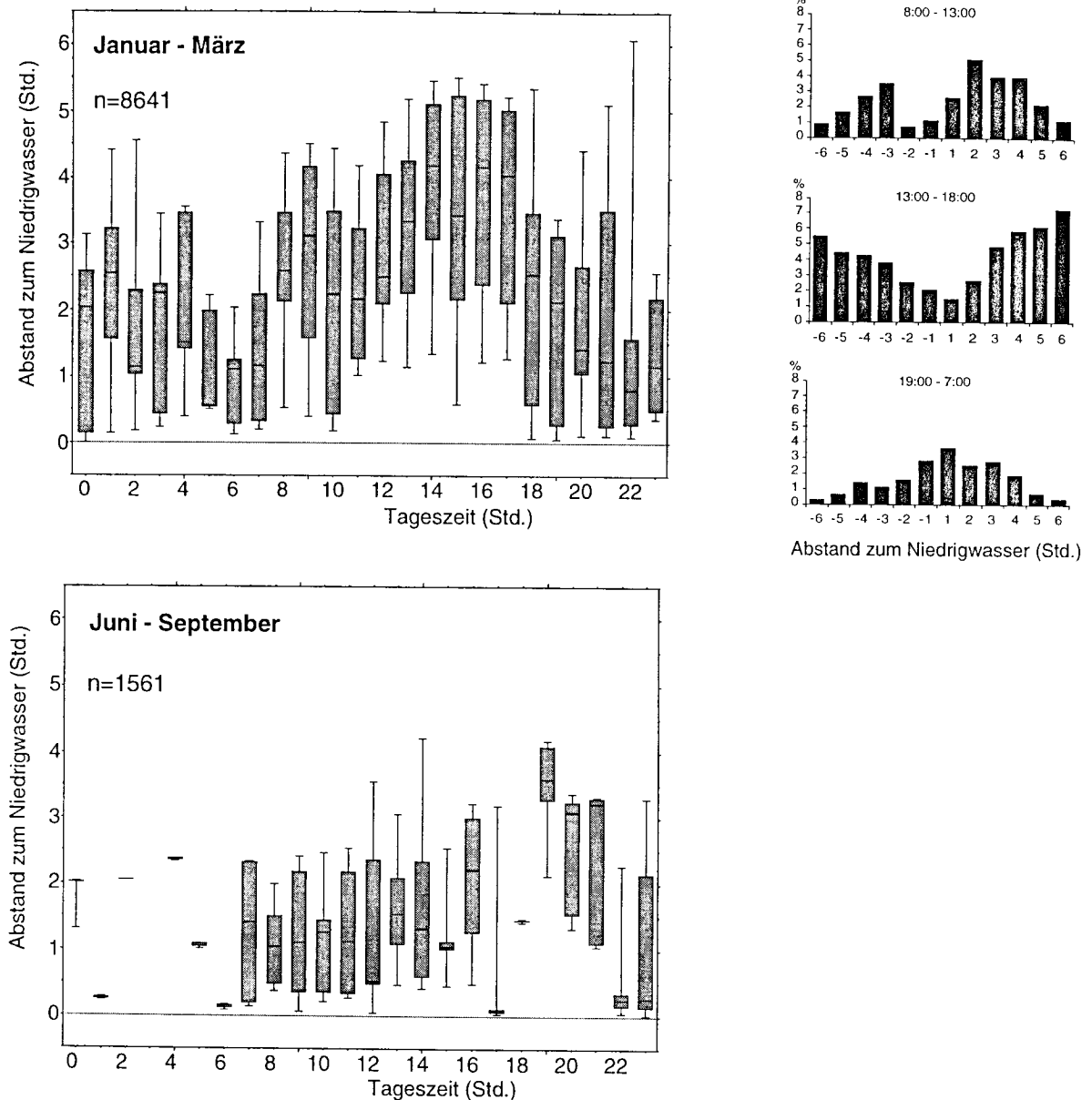


Abb. 7.10: Zeitliche Verteilung der Tauchaktivität in Bezug zu Tidenstand und Tageszeit. Aufgetragen ist der zeitliche Abstand der Tauchgänge zum nächstliegenden Niedrigwasser im Tagesverlauf. Der Einfluß der Tageszeit auf den Tidenrhythmus ist signifikant (Winter: ANOVA; $p < 0,001$, Sommer: ANOVA; $p < 0,001$). An der rechten Seite wird der Tidenrhythmus der Tauchaktivität als Stundenprozentage der von Januar bis März aufgezeichneten Tauchgänge angegeben.

Fig. 7.10: Temporal distribution of dives in relation to state of tide and time of day. The left figures show the temporal distance of dives to the nearest low tide in relation to the time of day. Time of the day influences the tidal pattern significantly (winter: ANOVA; $p < 0,001$, summer: ANOVA; $p < 0,001$). The right figures give the distribution of dives as percent per hour of all recorded dives from January to March.

Die Telemetriedaten ermöglichen, die Überlagerung von Tiden- und Tagesrhythmen umfassender als mit den Beobachtungsdaten darzustellen (Abb. 7.10). Nachts und in den Morgenstunden tauchten Eiderenten fast ausschließlich bei Niedrigwasser. Am Nachmittag und bis in die Dämmerung hinein tauchten die Eiderenten dagegen bei jedem Tidenstand, die Tauchaktivität nahm bei Hochwasser zu. Die Gesamtaktivität (Tauchen + Gründeln) war jedoch bei Hochwasser deutlich geringer, da dann nicht gegründelt werden konnte (s. Abb. 7.6). Dieses Verhaltensmuster war in den Sommermonaten viel weniger ausgeprägt, da sich die Nahrungssuche dann fast ausschließlich auf das Niedrigwasser beschränkte.

Eiderenten sind im Wattenmeer in wechselndem Umfang auch nachtaktiv. 17% der von Januar bis März registrierten Tauchgänge lagen in der Dunkelphase (18.00 bis 8.00 Uhr, s.u.). Der Anteil der nächtlichen Nahrungssuche schwankte jedoch teilweise sehr stark und erreichte zeitweise 50% der registrierten Tauchaktivität (Abb. 7.11). Die in Abbildung 7.11 dargestellten Aktivitätsmuster verdeutlichen die bereits in Abbildung 7.10 dargestellte Überlagerung zwischen Tiden- und Tagesrhythmus. Eiderenten können die Nahrungssuche entweder auf die Niedrigwasserperiode beschränken und beide Tiden eines Tages nutzen, oder die Nahrungssuche auf die Helligkeitsperiode beschränken. Dann müssen sie bei Hochwasser tauchen. Die Tauchaktivität des Männchens Jonny im Januar zeigt ein etwa ausgeglichenes Verhältnis der Aktivität im Hellen und Dunkeln, die sich zunächst rein auf die Niedrigwasserphasen beschränkte und Ende Januar auch auf das Hochwasser ausgedehnt wurde. Im Gegensatz dazu tauchte das Männchen Artur Ende Februar und Anfang März nur am Tage, was zeitweise ausgedehnte Aktivität bei Hochwasser zur Folge hatte (z.B. 5.3.94). Das einzige telemetrierte Weibchen zeigte Ende Januar und Anfang Februar ein intermediäres Verhalten, bei dem die Tagaktivität überwog, aber noch in geringem Umfang Nachtaktivität registriert wurde. Bei allen Individuen traten tageweise Unterschiede im Verhältnis Tag-/Nachtaktivität und in der Anzahl der registrierten Tauchgänge auf. Vermutlich wurden diese Unterschiede durch Veränderungen in Zeitpunkt und Dauer der Trockenfallzeiten der Muschelbänke verursacht.

Die Nahrungssuche wurde allgemein in den Nachmittags- oder Abendstunden bis in die Dunkelheit fortgesetzt, brach dann jedoch meist ab. In den Wintermonaten wurde zwischen 18.00 und 20.00 Uhr nur selten getaucht. Die nächtliche Aktivität konzentrierte sich auf die Zeit von 20.00 bis 2.00 Uhr. Zwischen 3.00 und 6.00 Uhr wurde die niedrigste Aktivität des Tages registriert (Abb. 7.12). Der Umfang der nächtlichen Tauchaktivität veränderte sich im Jahresverlauf. Im Januar 1993 lagen 28% aller aufgezeichneten Tauchgänge zwischen 18.00 Uhr und 8.00 Uhr, im Februar 6% und im März 2%. Dies weist auf eine Bevorzugung der Helligkeitsperiode für die Nahrungssuche hin, der in der Zeit der kürzesten Helligkeit nicht entsprochen werden kann. Dennoch wurden auch im Januar 72% der Tauchgänge in der nur achtstündigen Helligkeitsperiode des Tages durchgeführt. Die saisonalen Änderungen im Tagesrhythmus im Winter sind aufgrund der geringen Anzahl besonderer Eiderenten und möglichen individuellen Unterschieden nicht gut abgesichert. Bei allen In-

dividuen, die über einen längeren Zeitraum verfolgt werden konnten, nahm die nächtliche Aktivität zum Frühjahr hin ab. Bei allen Individuen ($n=7$) wurde von Januar bis Mitte Februar nächtliche Aktivität registriert, im März bei keinem mehr ($n=2$). Nächtliche Peilungen der besenderten Enten im Februar zeigten zudem, daß die Enten nachts mit der Tide verdrifteten und sich bei auflaufendem Wasser langsam in den Königshafen hinein bewegten, bzw. sich bei ablaufendem Wasser vom Königshafen wegbewegten. In einem Fall driftete ein Männchen nachts um den Ellenbogen nach Westen und gelangte für zwei Stunden außerhalb der Reichweite der Empfänger, bevor es mit auflaufendem Wasser zurückkam. Beobachtungen bei Sonnenaufgang wiesen darauf hin, daß sich die Eiderenten nachts zu einem großen Rastschwarm zusammenschlossen, zu dem auch Eiderenten stießen, die tagsüber außerhalb des Königshafens nach Nahrung suchten. Ein derartiges Verhalten ist von tagaktiven Wasservögeln bekannt (z.B. Sayler & Afton 1981). Bei Fängen zu Sonnenaufgang wurden mehrfach "auswärtige" Individuen gefangen, die sich tagsüber südlich von List aufhielten.

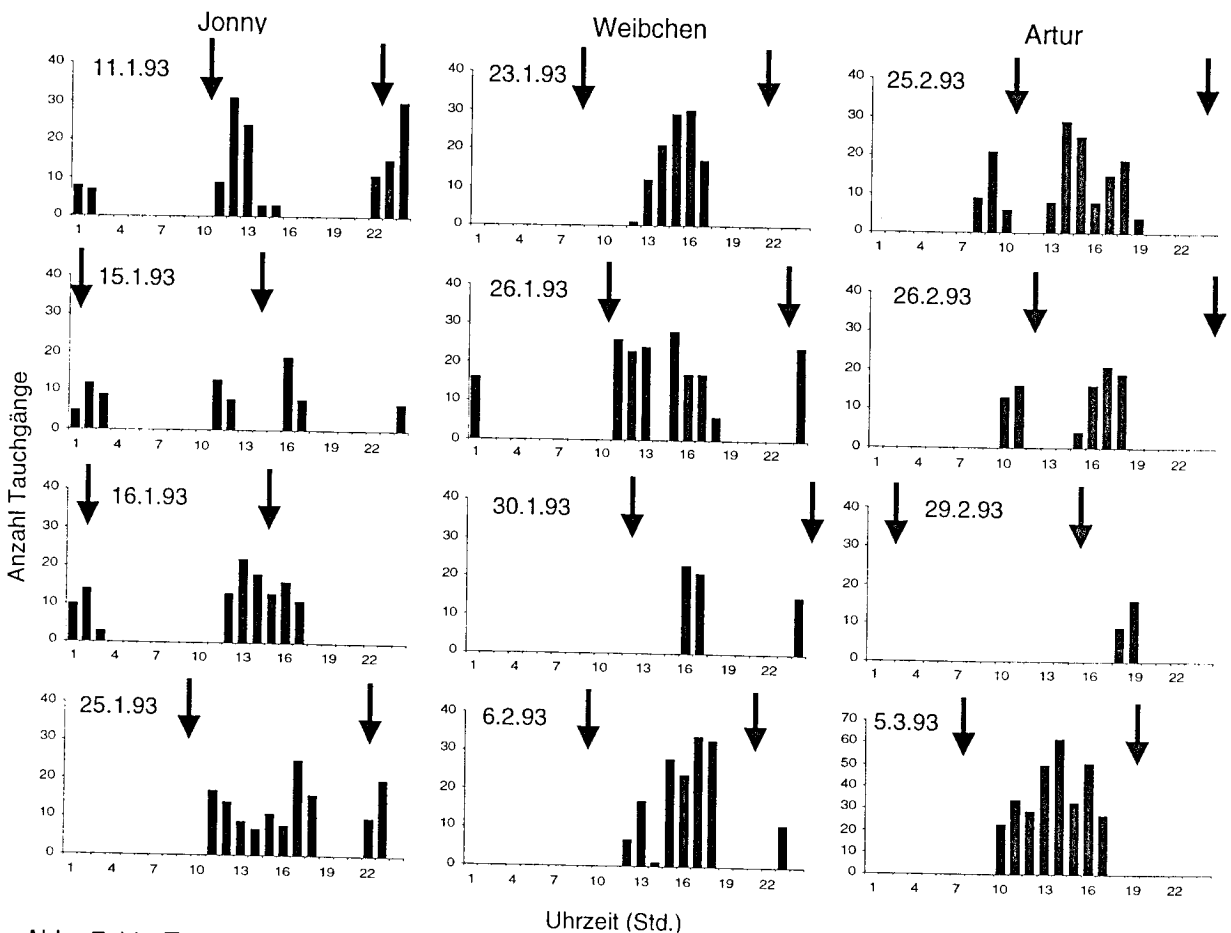


Abb. 7.11: Tauchaktivität dreier Eiderenten. Dargestellt ist die Anzahl registrierter Tauchgänge (Stundensummen) im Tagesverlauf. Die Pfeile kennzeichnen die Niedrigwasserzeiten.

Fig. 7.11: Diving activity of three eiders. The figures show the numbers of recorded dives per hour in relation to the time of day. Arrows indicate low tide.

In den Sommermonaten waren die Eiderenten wieder teilweise nachtaktiv. Zwischen

Juni und September wurden etwa 20% der Tauchgänge in der Dunkelheit durchgeführt, wobei wiederum die niedrigste Aktivität in den Stunden von Mitternacht bis Sonnenaufgang lag. Die Daten geben keinen Hinweis auf erhöhte nächtliche Aktivität im Spätsommer. Die Aussagekraft der Telemetriedaten wird hier jedoch dadurch eingeschränkt, daß 90% der Daten aus dem Zeitraum August-September von einem einzigen Individuum stammen.

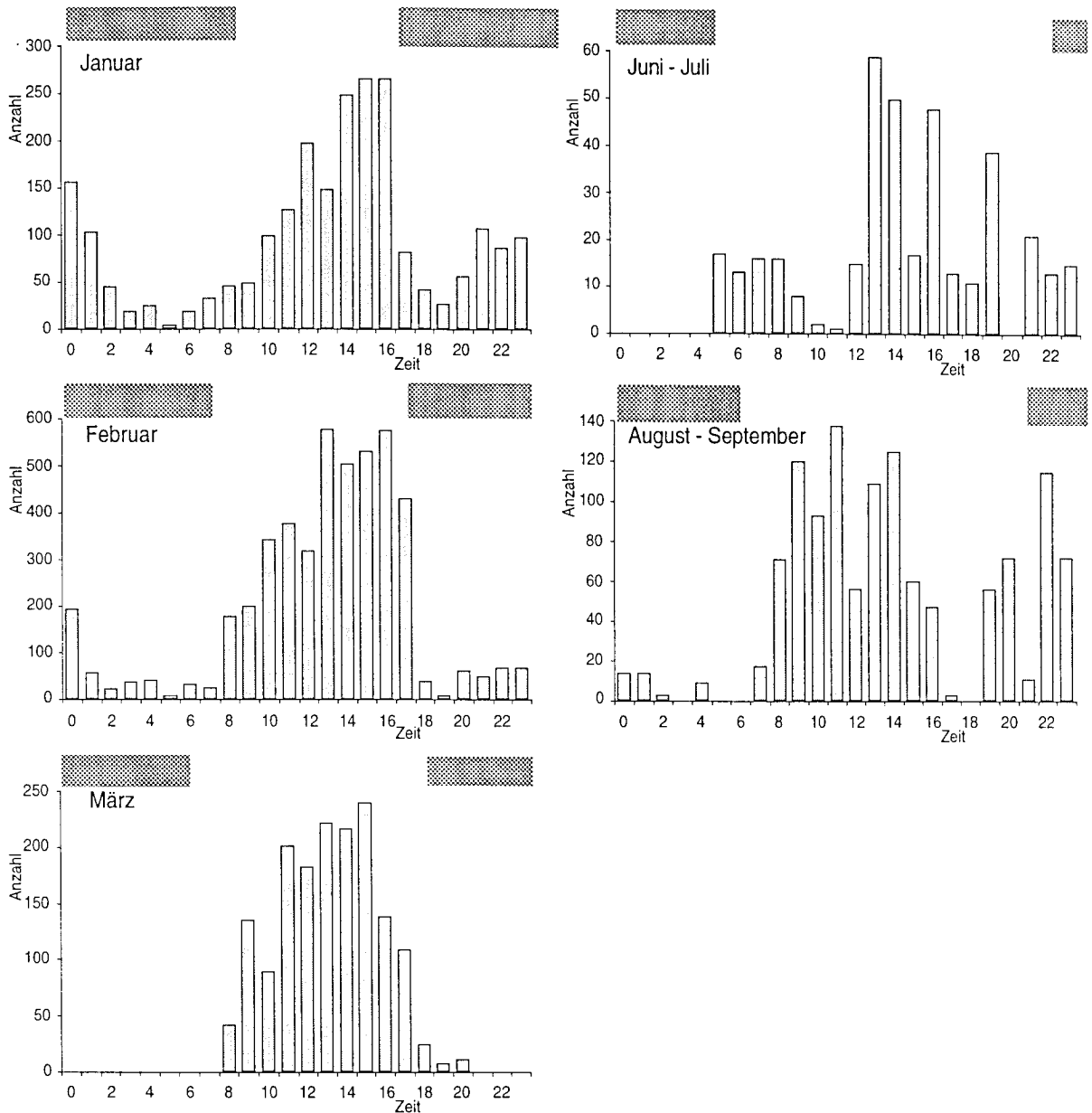


Abb. 7.12: Zeitliche Verteilung der Tauchaktivität im Tagesverlauf. Dargestellt sind alle registrierten Tauchgänge für die angegebenen Zeiträume. Die Balken über den einzelnen Grafiken geben die Dauer der Dunkelheitsperioden an.

Fig. 7.12: Temporal distribution of diving activity in relation to the time of day. The figures show all recorded dives for the different time periods. The shaded bars indicate the hours of darkness.

7.4 Aktivität individuell markierter Eiderenten

Den Aktivitätsrhythmus der markierten Eiderenten prägten abwechselnde Aktivitätsphasen, meist während der Niedrigwasserperiode, und Rastphasen, meist über Hochwasser. Eine Aktivitätsphase beinhaltete, wie bereits bei den Telemetrieuntersuchungen beschrieben, mehrere kurze Aktivitätsperioden, in denen die Enten gründelten oder tauchten, und die durch kurze Rastperioden getrennt waren (Abb. 7.13). Typischerweise putzten sich die Eiderenten im Anschluß an eine Aktivitätsperiode für einige Minuten und rasteten oder schliefen dann. Wurde die ganze Aktivitätsphase beendet, putzten und badeten die Eiderenten mitunter bis zu einer Stunde worauf dann eine mehrstündige Rastphase folgte.

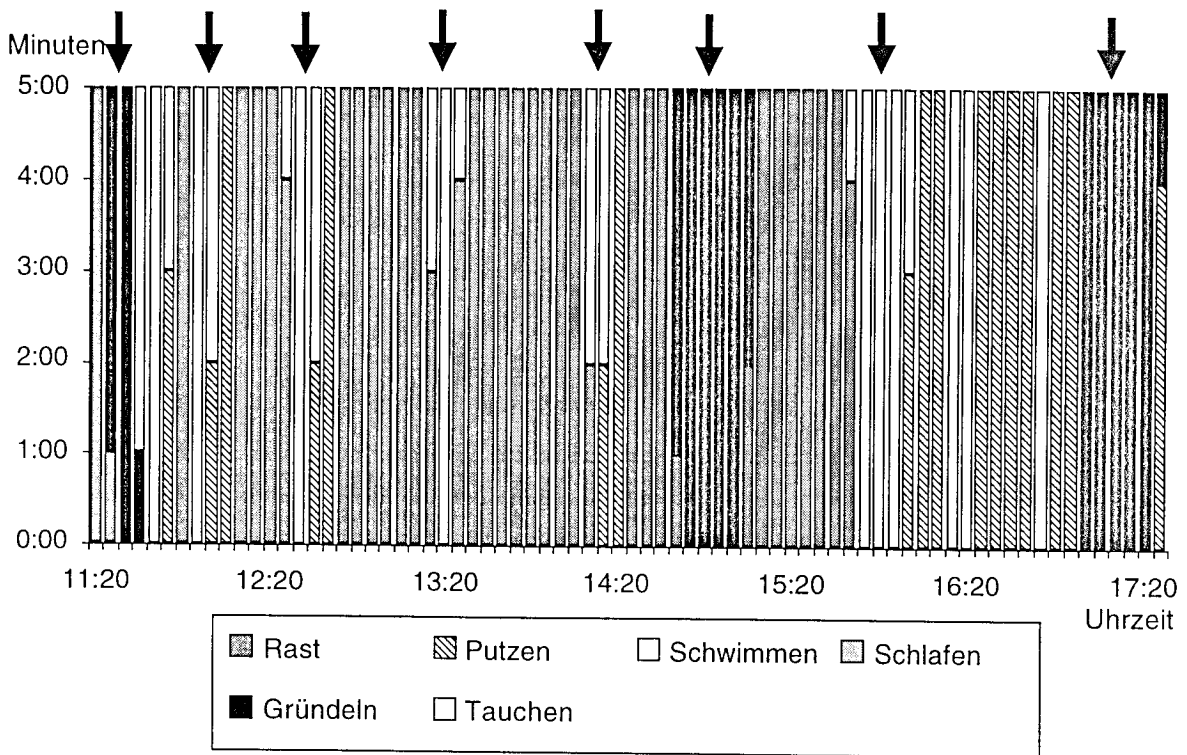


Abb. 7.13: Beispiel eines Zeitbudgets eines Eiderentenmännchens während der Aktivitätsphase am 3. März 1993. Die Pfeile kennzeichnen die einzelnen Nahrungssuchperioden. Dargestellt ist der Anteil einzelner Aktivitäten in 5-Minuten Intervallen.

Fig. 7.13: Example of a time budget of a male eider during the activity phase on 3 March 1993. Arrows indicate foraging periods. The figure shows the proportion of various activities in 5-minute intervals.

Die Dauer der Aktivitäts- und Rastperioden änderte sich im Tidenverlauf nicht signifikant. Das bedeutet, daß die Eiderenten während einer Aktivitätsphase mit etwa konstanter Intensität nach Nahrung suchten. Die Zeitausnutzung während der Aktivitätsphase, gemessen als das Verhältnis von Nahrungssuchaktivität zu Rast, veränderte sich im Jahresverlauf. Die Dauer der Rastperioden verdoppelte sich vom Winter zum Sommer. Die Rastperioden nach dem Tauchen waren allgemein länger als nach dem Gründeln. Zwischen der Dauer einer Aktivitätsperiode und der nachfolgenden Rastperiode bestand kein signifikanter Zusammenhang.

Die Zeitausnutzung während der Aktivitätsphase lag im Winter deutlich höher als im Sommer. Die höchsten Werte für Gründeln wurden im März mit 57% und für Tauchen im Februar mit 30% erreicht. Die niedrigsten Werte für Gründeln wurden im September mit 22% und für Tauchen mit im Sommer durchgehend etwa 16% erreicht (Tab. 7.2). Das bedeutet, daß selbst innerhalb einer Aktivitätsphase nur im März mehr Zeit für die Nahrungssuche als für die Rast verwendet wurde. In den Wintermonaten erreichte die Nahrungssuche während der Aktivitätsphase im Mittel einen Anteil von 50% wenn die Eiderenten gründelten oder 28% wenn sie tauchten, in den Sommermonaten 27% wenn sie gründelten und 16% wenn sie tauchten.

Tab. 7.2: Mittlere Dauer von Aktivitäts- und Rastperioden (Minuten) nahrungssuchender Eiderenten. Bei den Rastperioden wurden nur Werte unter 120 Minuten berücksichtigt. Bei längeren Rasten wurde davon ausgegangen, daß die Aktivitätsphase beendet wurde.

Tab. 7.2: Mean durations of activity and resting bouts of foraging eiders. Only resting periods shorter than 120 minutes were considered. At longer rests it was assumed that an activity period was terminated.

Monat	Gründeln	±	n	Rast	±	n	% Gründeln
Januar	17,9	1,1	95	21,2	2,2	76	45
Februar	17,8	0,9	142	17,1	1,7	123	51
März	19,5	1,8	32	14,5	3,8	26	57
Juni	12,5	2,0	27	30,9	3,9	24	29
Juli	9,4	1,2	74	23,1	2,4	63	29
August	12,7	1,6	45	33,5	3,2	37	29
September	9,8	1,5	46	35,3	3,2	36	22
November	13,0	1,3	63	24,6	2,5	58	35
Dezember	12,5	1,9	30	10,1	4,1	22	55

Monat	Tauchen	±	n	Rast	±	n	% Tauchen
Januar	9,5	1,7	11	27,6	7,4	9	26
Februar	8,7	0,8	47	20,0	3,8	34	30
März	8,7	1,1	29	26,5	4,6	23	25
Juni	7,5	1,7	11	41,7	9,0	6	15
Juli	7,3	2,9	4	32,7	12,8	3	18
August	10,0	0,9	45	53,1	4,0	30	16
September	7,7	1,7	11	43,1	8,4	7	15
November	12,9	0,8	49	38,7	3,6	37	25
Dezember	11	4,1	2	30,5	15,7	2	27

Mit den Daten über die Aufnahmeraten der Eiderenten (Tab. 5.1 und 5.2) kann die Nahrungsaufnahme für einzelne Aktivitätsperioden berechnet werden. Im Zeitraum

Januar bis März nahmen Eiderenten in einer Gründelperiode von 13 Minuten (Median) etwa 14 Miesmuscheln mit einem Gesamtfleischgewicht von 11,2 g AFTG auf, im Zeitraum Juni-Juli dagegen in 10 Minuten (Median) 17 Miesmuscheln mit einem Gesamtfleischgewicht von 8,5 g AFTG und im Zeitraum August-September in 10 Minuten (Median) 13 Miesmuscheln mit einem Gesamtfleischgewicht von 10g AFTG. Bei tauchendem Nahrungserwerb nahmen Eiderenten durchgehend etwa 10 Miesmuscheln auf. Die Nahrungsaufnahme betrug im Winter (November-März) 8g AFTG und im Sommer (Juni-September) 7,3g AFTG pro Aktivitätsperiode.

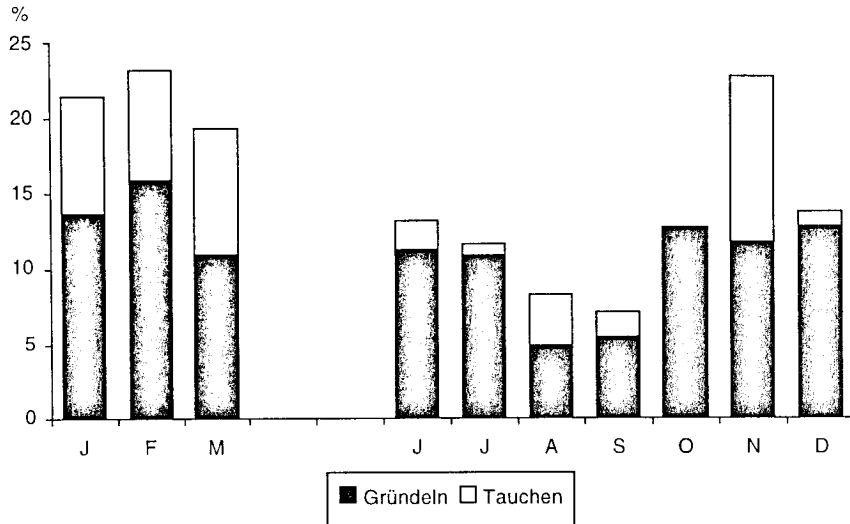


Abb. 7.14: Saisonale Entwicklung des Zeitaufwandes für die Nahrungssuche nach Einzelbeobachtungen. Angegeben ist der mittlere Zeitaufwand pro Tide (hier: 13 Std.) in der Helligkeitsperiode. Die Berechnung erfolgte auf der Grundlage der Mittelwerte für einzelne Tidenstunden.

Fig. 7.14: Seasonal changes in the time spent foraging as derived from individual observations of marked eiders. Proportion of time spent foraging per tide (13 hours) in daylight. Values were calculated on mean per hour of the tidal cycle.

Der saisonale Verlauf des täglichen Zeitaufwandes für die Nahrungssuche (Abb. 7.14) entsprach weitgehend den Ergebnissen der Scan-Beobachtungen, jedoch wurden mit der Einzelbeobachtung im Winter etwas niedrigere und im Sommer etwas höhere Werte ermittelt (vgl. Abb. 7.7). Der Zeitaufwand pro Tide betrug danach im Winter (Januar-März) 22,6% oder 176 Minuten, für den Zeitraum Juni-Juli 11,6 % oder 90 Minuten und für den Zeitraum August-September 7,5% oder 57 Minuten.

Die Aktivität einzelner Eiderenten zeigte ausgeprägte tägliche und individuelle Unterschiede (Abb. 7.15). Die Werte von 9 Individuen für 19 Tiden, während der die Nahrungssuche lückenlos erfaßt werden konnte, schwankten zwischen 0 (an einem Tag als die Muschelbänke nicht trockenfielen ging ein Exemplar beim morgendlichen Niedrigwasser nicht auf die Nahrungssuche) und 88 Minuten Gesamtzeit Nahrungssuche (tauchen + gründeln) (Abb. 7.15). Die Unterschiede ergeben sich vermutlich aus individuellen Entscheidungen, auf welche Tide eines Tages der Schwerpunkt der Nahrungssuche gelegt wird. Die niedrigen Werte (in sechs Tiden wurde

weniger als 30 Minuten für die Nahrungssuche verwendet) weisen darauf hin, daß bei diesen Individuen der größte Teil der Nahrungssuche während des Nacht- oder Morgen-Niedrigwassers erfolgte, während bei anderen der Schwerpunkt auf dem Tagniedrigwasser lag.

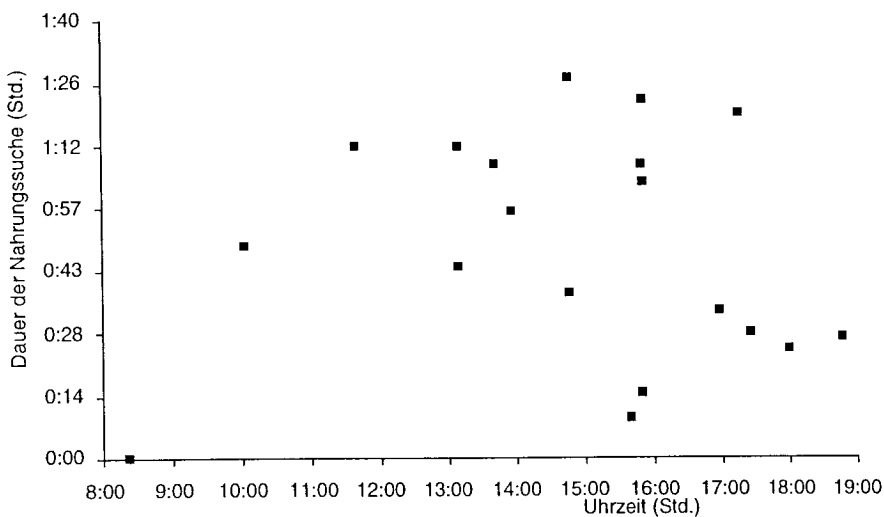


Abb. 7.15: Aktivitätsbudgets (Nahrungssuche) individuell markierter Eiderenten im August und September. Dargestellt ist die Gesamtdauer Nahrungssuche (Tauchen + Gründeln) für einzelne Tiden, bei denen die Aktivität vollständig ermittelt werden konnte gegen den Zeitpunkt des Niedrigwassers.

Fig. 7.15: Activity budgets (foraging) of individually marked eiders in August and September. The figure gives the time spent foraging (head dipping + diving) for whole tides when the birds were constantly observed in relation to the point of time of low tide.

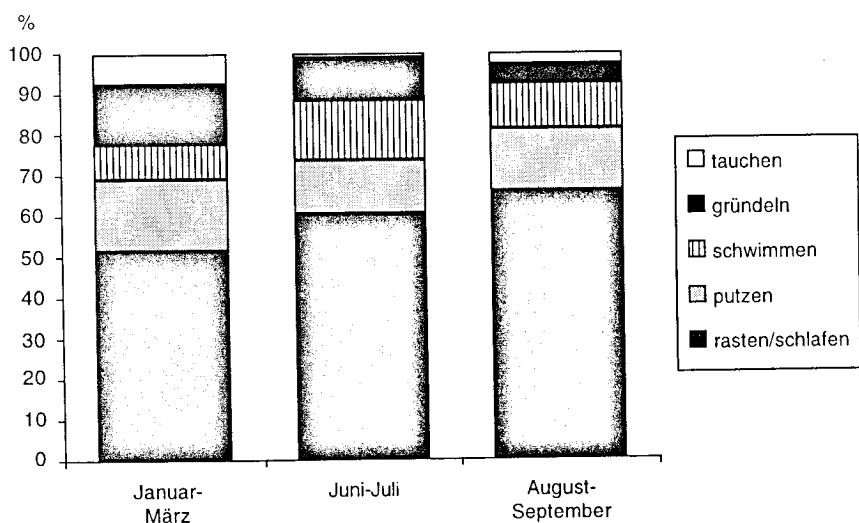


Abb. 7.16: Aktivitätsbudget der Eiderente im Königshafen nach Einzelbeobachtungen. Angegeben sind die Anteile der einzelnen Aktivitäten für eine Tide während der Helligkeitsperiode.

Fig. 7.16: Activity budgets of eiders based on observations of individually marked birds. Proportions of different activities per tide in daylight.

Rasten und Schlafen waren zu allen Zeiten die Aktivitäten, auf die am meisten Zeit

entfiel. (Abb. 7.16). Auch in den Wintermonaten waren die Eiderenten 50% des Tages inaktiv und rasteten oder schliefen an Land oder auf dem Wasser. Etwa 15% der Zeit verbrachten Eiderenten mit der Gefiederpflege, die den meisten Aktivitätsperioden folgte. Schwimmen war neben der Nahrungssuche die einzige energetisch aufwendige Aktivität. Sie ließ sich nicht immer von anderen Aktivitäten trennen. Eiderenten schwammen oft, auch wenn sie sich putzten oder Schlafhaltung eingenommen hatten, gegen die Strömung oder den Wind an, damit sie nicht unkontrolliert verdriften. Dies war nicht immer zu erkennen und der Anteil des Schwimmens am Aktivitätsbudget ist daher sicherlich unterschätzt worden.

7.5 Diskussion

7.5.1 Zeitliche Organisation der Nahrungssuche

Der zeitliche Verlauf der Nahrungssuche verändert sich im Jahresverlauf in vielfältiger Weise. Die Nahrungssuche gliedert sich in drei Ebenen, die von den Eiderenten variiert werden können:

1. die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme (Gründel- und Tauchfrequenz, Aufnahmerate),
2. die Dauer der einzelnen Aktivitätsperioden und der nachfolgenden Rastperioden (Zeitausnutzung),
3. die zeitliche Organisation der Nahrungssuche im Tages- und Tidenverlauf.

Die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme (Energie/Zeit) wird von den aufgenommenen Muschelgrößen und den angewendeten Methoden (Gründeln oder Tauchen) wenig beeinflusst. Die Nahrung wird stets schneller aufgenommen, als sie verarbeitet und verdaut werden kann (s. Kap. 5.). Im Freiland führt dies zu einem ständigen Wechsel von Aktivitäts- und Rastperioden. Entsprechende Aktivitätsmuster wurden auch andernorts an Eiderenten (Guillemette et al. 1992) und Reiherenten (De Leeuw & van Eerden 1992) festgestellt. Die Rastperioden sind obligatorisch, da die Nahrungsaufnahme erst fortgesetzt werden kann, wenn die Nahrung den Oesophagus passiert hat. Es ist jedoch nicht klar, ob der Engpaß bei der Verarbeitung der Schalen oder der Verdauung des Muschelfleisches entsteht.

Die Dauer der einzelnen Aktivitätsperioden und der nachfolgenden Pausen, sowie die Anzahl der Aktivitätsperioden pro Tag sind demnach die wichtigsten Variablen der Nahrungssuche, die von den Eiderenten den jeweiligen Bedingungen angepaßt werden können. Die Menge der pro Aktivitätsperiode aufgenommenen Miesmuscheln liegt bei gründelnder Nahrungssuche höher als bei tauchender Nahrungssuche und ist im Winter höher als im Sommer. Die Werte liegen zwischen 90g Naßgewicht beim Tauchen im Sommer und 180g beim Gründeln im Winter. Bei gekäfigten Eiderenten beobachtete Swennen (1976) die Aufnahme von bis zu 28 Herzmu-

scheln von 25mm Länge pro Mahlzeit. Dies entspricht einem Gesamtgewicht von 140g (nach Zwarts & Blomert 1992). Guillemette et al. (1992) geben etwas niedrigere Werte an und gehen von 80g pro Mahlzeit beim Tauchen aus. Dies ist möglicherweise eine leichte Unterschätzung, da die Enten nach der Nahrungsaufnahme geschossen wurden, die Verdauung aber schon während der Nahrungsaufnahme fortschreitet.

Die Unterschiede in der Größe der Mahlzeiten sind beträchtlich. Die deutlich kleineren Mahlzeiten beim Tauchen sind möglicherweise so zu erklären, daß große Mengen Muscheln im Oesophagus die Fortbewegung behindern. Vor allem bei Eiderenten, die längere Zeit gegründelt haben, ist oft eine weite Ausbeulung im Halsbereich sichtbar und die Enten wirken auffallend unbeholfen, wenn sie auf den Rastplatz gehen. Die Behinderung der Fortbewegung sollte sich beim Tauchen früher auswirken, da sich die Enten dabei stärker bewegen als beim Gründeln. Möglicherweise spiegelt die unterschiedliche Größe der Mahlzeiten aber auch grundsätzliche Unterschiede in der Nahrungssuche mit den beiden Techniken wider. Gründelnden Eiderenten steht nur begrenzte Zeit zur Verfügung, da sie auf bestimmte Wasserstände angewiesen sind, die sich laufend ändern. Sie sollten daher eher versuchen, günstige Verhältnisse möglichst effektiv zu nutzen und in dieser Zeit einen möglichst hohen Teil des täglichen Nahrungsbedarfs decken. Für tauchende Eiderenten gilt dies weit weniger, auch wenn die mit Hochwasser zunehmenden Tauchzeiten andeuten, daß die Bedingungen bei Niedrigwasser etwas günstiger sind. Eiderenten rasten nach dem Tauchen wesentlich länger als nach dem Gründeln und die Zeitausnutzung für tauchende Nahrungssuche ist nur halb so hoch. Dies ist in Übereinstimmung mit den saisonalen Unterschieden in der Größe der Mahlzeiten, die vom Sommer zum Winter ansteigt. In den Wintermonaten ist der Nahrungsbedarf der Enten höher (s.u.) und die Helligkeitsperiode, die zur Nahrungsaufnahme bevorzugt wird, kürzer. Es besteht daher eine generelle Tendenz, die Nahrungsaufnahme in dieser Zeit zu erhöhen.

Die Einteilung der Nahrungssuche in wechselnde Aktivitäts- und Rastperioden prägt die zeitliche Organisation der Nahrungssuche im Tages- und Tidenverlauf. Im Mittel nutzen gründelnde Eiderenten nur etwa die Hälfte der Zeit für die Nahrungsaufnahme, die andere Hälfte wird für die Verarbeitung der Muscheln benötigt. Bei tauchender Nahrungssuche ist die Zeitausnutzung deutlich geringer und erreicht Höchstwerte von nur 30% im Winter. Die Aufnahmerate in g AFTG pro Minute ist bei gründelnden und tauchenden Eiderenten etwa gleich (Tab. 5.2 und 5.3). Dadurch ergibt sich eine doppelt so hohe Nahrungsaufnahme pro Stunde bei gründelnden Eiderenten. Die geringere Zeitausnutzung beim Tauchen gegenüber Gründeln ist nicht obligatorisch. So fanden Guillemette et al. (1992) eine mittlere Zeitausnutzung von 61% bei kanadischen Eiderenten, die nach Miesmuscheln tauchten. Das weist darauf hin, daß tauchende Eiderenten im Wattenmeer die Nahrungsaufnahme aus anderen Gründen zeitlich strecken, vermutlich um die Wärme besser zu nutzen, die bei der Verarbeitung und Verdauung der Muscheln freigesetzt wird. Die Wärmeproduktion

steigt mit der Menge der aufgenommenen Nahrung bis auf das Dreifache des Ruhewertes an. Dies liegt auch bei niedrigen Umgebungstemperaturen weit über dem tatsächlichen Wärmebedarf einer Eiderente (s. Kap. 5.). Da Wärme nicht gespeichert werden kann, ohne die Körpertemperatur zu erhöhen, muß ein Überschuß an die Umgebung abgegeben werden. Dies würde jedoch einen Energieverlust bewirken. Die zeitliche Streckung der Nahrungsaufnahme kann die Ausnutzung dieser Wärme verbessern, wenn dadurch Wärmeproduktion und Wärmebedarf in Einklang gebracht werden. Für die zeitliche Organisation der Nahrungssuche ergeben sich somit zwei gegensätzliche Möglichkeiten zur Optimierung des Energiebudgets: einerseits eine Konzentration der Nahrungssuche auf die Niedrigwasserperiode, andererseits eine Streckung der Nahrungssuche zur besseren Ausnutzung der mit der Nahrungsverarbeitung verbundenen Wärmeproduktion.

Neben dem Grundmuster alternierender Aktivitäts- und Rastperioden wird die zeitliche Organisation der Nahrungssuche durch überlagernde Tages- und Tidenrhythmik gekennzeichnet. Die Beobachtungs- und Telemetriedaten weisen vier verschiedene Aktivitätsmuster aus:

1. Nahrungssuche bei Tag und bei Nacht von Januar bis Mitte Februar. Am Tage waren die Eiderenten in dieser Zeit bei jedem Tidenstand aktiv, mit der höchsten Aktivität bei Niedrigwasser. Nachts beschränkte sich die Aktivität auf das Niedrigwasser.
2. Reine Tagaktivität ab Mitte-Ende Februar. Am Tage waren die Eiderenten in dieser Zeit bei jedem Tidenstand aktiv, mit der höchsten Aktivität wiederum bei Niedrigwasser. Die Zeitausnutzung während der Aktivitätsphasen war in dieser Periode am höchsten.
3. Nahrungssuche bei Tag und Nacht im Juni und Juli. Die Nahrungssuche beschränkte sich in dieser Zeit auf das Niedrigwasser, beide Tiden wurden etwa gleichmäßig genutzt.
4. Überwiegende Nachtaktivität im August und September. Die Nahrungssuche beschränkte sich wiederum auf das Niedrigwasser, wobei das nächtliche Niedrigwasser stärker genutzt wurde.

Der tidale Einfluß auf den Aktivitätsrhythmus wird zu allen Zeiten durch die Bevorzugung des Niedrigwassers für die Nahrungssuche deutlich. Der diurnale Einfluß wird durch eine Bevorzugung der Helligkeitsperiode für die Nahrungssuche - mit Ausnahme des Spätsommers - gekennzeichnet. Innerhalb der Helligkeitsperiode wird eine Tendenz zu niedriger Aktivität am frühen Morgen und zu hoher Aktivität am Nachmittag deutlich.

Während verständlich ist, daß Eiderenten niedrige Wasserstände bevorzugen, da der Aufwand für die Nahrungssuche dann geringer ist, sind die Vorteile der Tagaktivität weniger deutlich. Eiderenten orientieren sich an der Aktivität anderer Eiderenten, wenn sie nach einer Rast ihre Nahrungsgebiete (Muschelbänke) wieder aufsu-

chen, die unregelmäßig über den Meeresboden verstreut sind (Guillemette et al. 1993). Bei Tageslicht ist die Orientierung zweifellos einfacher, jedoch ist diese Verhaltensweise im Wattenmeer von geringerer Bedeutung, da die Muschelbänke zeitweise trockenfallen (s.a. Kap. 8). Nachtaktivität ist bei Tauchenten verbreitet (Suter 1982a, Pedroli 1982, Jorde & Owen 1987), und muß bei Eiderenten aufgrund ihrer nördlichen Winterverbreitung die Regel sein. In Europa liegt ein Teil der Überwinterungsgebiete nördlich des Polarkreises (Bauer & Glutz 1969), wo im Winter konstante Dunkelheit herrscht.

Diurnale Aktivitätsrhythmen sind oft durch eine zweigipflige Verteilung gekennzeichnet. Einem morgendlichen Aktivitätsmaximum, bei dem der Energieverbrauch der Nacht ausgeglichen wird, folgt niedrige Aktivität in der Tagesmitte und hohe Aktivität am Nachmittag, um Reserven für die Nacht zu gewinnen (Bednekoff & Houston 1994). Derartige zweigipflige Aktivitätsrhythmen werden endogen gesteuert und sind Grundlage des Aktivitätsrhythmus bei vielen Tieren (Aschoff 1966). Obwohl die tägliche Dynamik der Energiereserven als Hintergrund dieser Rhythmen vor allem bei kleinen Vögeln von Bedeutung ist (Bednekoff & Houston 1994, McNamara et al. 1994), kommen entsprechende Aktivitätsrhythmen auch bei großen Vögeln wie Kranichen (*Grus grus*) vor (Alonso & Alonso 1992). Entsprechende zweigipflige Aktivitätsmuster wurden auch bei rein nachtaktiven Arten in langen Dunkelperioden festgestellt (z.B. Wijnands 1984). In tidefreien Gebieten und an langen Tagen (>20 Std.) wurden zweigipflige Aktivitätsrhythmen bei Eiderenten (Pethon 1967, Frimer 1994) und Prachteiderenten (*Somateria spectabilis*, Frimer 1994) beobachtet. Die im Wattenmeer mausernden und überwinternden Eiderenten kommen aus der Ostsee (Kap. 4), wo die Wasserstände nur wenig durch Tiden beeinflusst werden. Ein zweigipfliger diurnaler Rhythmus ist daher vermutlich die Grundlage der zeitlichen Organisation der Nahrungssuche. Wenn die Helligkeitsperiode bevorzugt wird, würden die beiden Aktivitätsgipfel bei kürzeren Tagen miteinander verschmelzen. Es ist jedoch nicht klar, ob ein Grundmuster für die Aktivität festgelegt ist, wenn die Aktivität an kurzen Tagen teilweise in die Dunkelheit fällt.

In den Wintermonaten wird bei der Tauchaktivität eine zweigipflige Verteilung deutlich, mit einem ausgeprägten Maximum am Nachmittag (14:00 bis 17:00 Uhr) und einem schwächeren Maximum um Mitternacht. Ein Aktivitätsmaximum am Nachmittag wurde auch bei schottischen Eiderenten in einem tidebestimmten Gebiet registriert (Campbell 1978). Dies entspricht der Annahme, daß der Schwerpunkt der Nahrungsaufnahme bei einem konstanten Nahrungsangebot in der zweiten Tageshälfte liegen sollte (Bednekoff & Houston 1994). Im Wattenmeer wird der Einfluß der Tageszeit von den Tiden überlagert. Die Ausprägung eines diurnalen Rhythmus ist im Wattenmeer nur möglich, wenn die Eiderenten von dem dominierenden Tidenrhythmus abweichen. Dies geschieht, indem sie nachmittags bei jedem Tidenstand tauchen. Überlagerungen von Tiden- und Tagesrhythmen wurden bei Eiderenten (Gorman 1970, Campbell 1978), Ringelgänsen (Stock & Hofeditz 1994a) und See- hunden (Thompson et al. 1989) auch andernorts festgestellt. Eine endogene Steue-

rung des Tidenrhythmus konnte - im Gegensatz zum Tagesrhythmus - bei Vögeln bislang nicht nachgewiesen werden (s. Daan & Koene 1980), so daß rein tidenbestimmte Aktivitätsmuster mit gleicher Aktivität an beiden Tiden eines Tages vermutlich die Ausnahme sind.

Nachts tauchten die Eiderenten fast nur bei Niedrigwasser. Auffällig ist die niedrige Aktivität zwei bis vier Stunden nach Sonnenuntergang und zwischen 3:00 und 6:00 Uhr. Über die zeitliche Organisation der nächtlichen Aktivität von Wasservögeln liegen kaum Informationen vor, so daß eine Einordnung der Befunde schwierig ist. Bei den Eiderenten wird im Januar teilweise ein reiner Tidenrhythmus deutlich, bei dem beide Tiden gleichmäßig genutzt wurden (s. Abb. 7.11). Viele Vögel sind dann nachaktiv wenn die Helligkeitsperiode zu kurz ist, um den täglichen Nahrungsbedarf zu decken (McNeil et al. 1992). Im Februar und März geschieht dies vor allem durch eine Ausdehnung der Nahrungssuche bis nach Sonnenuntergang, im Januar dagegen dadurch, daß die Aktivität dem Tidenrhythmus folgt und beide Tiden zeitweise gleichmäßig genutzt werden. Dies deutet darauf hin, daß neben der kurzen Helligkeitsperiode auch andere Gründe für die Veränderung im Aktivitätsrhythmus verantwortlich sind. Nächtliche Aktivität und Nahrungsaufnahme erzeugen Wärme in einer Zeit mit hohem Wärmebedarf. Möglicherweise ist dies der Grund für die verbreitete Nachtaktivität bei Tauchenten (Jorde & Owen 1988). Eiderenten sind im Winter jedoch nicht rein nachaktiv und werden bereits ab Februar rein tagaktiv. Der Wärmebedarf wird bei Eiderenten wesentlich durch die Wassertemperaturen bestimmt (Jenssen et al. 1989), die im Tageslauf kaum schwanken. Tagsüber kann jedoch ein Wärmegewinn durch Strahlung den Wärmehaushalt von Vögeln positiv beeinflussen (Hüppop 1987, Walsberg 1988), so daß die thermostatischen Kosten nachts möglicherweise höher liegen. Die vorliegenden Klimadaten (Abb. 4.3) lassen nicht erkennen, warum der Wechsel des Aktivitätsrhythmus bereits im Februar erfolgt. Eine zeitliche Streckung der Nahrungssuche kann jedoch in jedem Fall eine sinnvolle Strategie sein, wenn so die Wärmeproduktion von Nahrungssuche und Nahrungsverarbeitung besser genutzt werden kann.

Die Veränderungen des Aktivitätsrhythmus im Winter werden demnach vor allem durch einen Wechsel von einem tidalen zu einem diurnalen Rhythmus gekennzeichnet. Es kommt jedoch zu keiner Zeit zu einem reinen diurnalen Rhythmus, da die Eiderenten nur bei Niedrigwasser gründeln können und die Aktivität dann stets am höchsten ist.

In den Sommermonaten wird die Aktivität zunächst strikt nach den Tiden ausgerichtet und auf die Niedrigwasserperiode beschränkt. Im Juni und Juli, wenn die Helligkeitsperiode sehr lang ist, werden beide Niedrigwasserperioden etwa gleich intensiv genutzt. Im August wird dann die Aktivität in die Nacht verlagert. Der Nachweis der Nachtaktivität ist indirekt und steht zum Teil in Widerspruch zu den Telemetriedaten. Da Eiderenten in dieser Zeit jedoch kein Gewicht verlieren (Abb. 4.7) ist davon auszugehen, daß die tagsüber zeitweise sehr niedrige Aktivität nachts ausgeglichen wird. In einer Aktivitätsperiode von weniger als 30 Minuten kann eine Eiderente ih-

ren täglichen Nahrungsbedarf nicht decken. Auch Joensen (1973) vermutete, daß Eiderenten in der Ostsee während der Mauser nachtaktiv sind, da sie tags kaum Nahrung suchen. Es ist nicht sicher, ob sich die Aktivität im Wattenmeer in dieser Zeit auch nachts auf die Niedrigwasserperiode beschränkt, da zu wenig Telemetriedaten vorliegen. Die hohe Aktivität, die beobachtet wurde, wenn das Niedrigwasser in die Morgen- oder Abendstunden fällt, deutet darauf hin, daß die Aktivität an den Tiden ausgerichtet wird, mit dem Schwerpunkt auf dem nächtlichen Niedrigwasser. Dies wird möglicherweise durch ein gestiegenes Sicherheitsbedürfnis für die in dieser Zeit flugunfähigen Eiderenten verursacht, eventuell spielen aber auch thermoregulatorische Aspekte eine Rolle.

Viele Wasservögel suchen für die Mauser des Großgefieders spezielle Gebiete auf, die ihnen Schutz vor Feinden und Störungen bieten (Salomonsen 1968, Jehl 1990). Die Mauser ist zudem oft von Änderungen in der Habitatwahl und im Verhalten begleitet. So ziehen sich Graugänse (*Anser anser*) zur Mauser in ausgedehnte Schilfgebiete zurück, die sie tagsüber kaum verlassen (Loonen et al. 1992). Brandenten (*Tadorna tadorna*) konzentrieren sich in riesigen Schwärmen im Wattenmeer (Nehls et al. 1992). Während der Mauser gehen die Brandenten nur nachts zur Nahrungssuche auf die Watten, vermutlich um Prädatoren, wie z.B. Mantelmöwen (*Larus marinus*), auszuweichen (Kempf pers. Mitt.). Eiderenten sind im Wattenmeer jedoch praktisch keinen Prädatoren ausgesetzt, die eine Umstellung auf Nachtaktivität verursachen könnten. Seeadler (*Haliaeetus albicilla*), die regelmäßig Eiderenten schlagen, sind im Wattenmeer heute nur noch seltene Gäste (Looft & Neumann 1981). Im Beobachtungszeitraum wurde einmal ein Seeadler im Königshafen gesichtet (Scheiffarth pers. Mitt.). Kegelrobben (*Halichoerus grypus*), die in der Ostsee auch Eiderenten ergreifen (Berndt et al. 1993), sind im Wattenmeer selten (van Haaften 1983, Vogel & Koch 1992)). Im Königshafen wurden im Beobachtungszeitraum zweimal im Winter Kegelrobben gesichtet (Lutz pers. Mitt. und eigene Beobachtung). Der Wechsel des Aktivitätsrhythmus wird bei Eiderenten im Wattenmeer nicht durch Veränderungen in der Habitatwahl begleitet. Im Königshafen halten sich die Eiderenten auch während der Mauser tagsüber im Bereich der Muschelbänke auf. Vor Ort ist daher keine Notwendigkeit ersichtlich, die Nahrungssuche in die Nacht zu verlegen.

Es ist jedoch wiederum möglich, daß die thermostatischen Kosten der Eiderenten die Nachtaktivität begünstigen, weil die Isolierung des Gefieders in der Mauser sinkt (Payne 1972, King 1981). In der Zeit der Vollmauser werfen Eiderenten neben den Schwungfedern auch die Deckfedern der Flügel und den größten Teil des weißen Rückengefieders ab (eigene Beobachtungen), so daß die Flügel und die Blutkiele der nachwachsenden Federn weitgehend exponiert sind. Da Wärmeverluste über die Flügel von den Lufttemperaturen abhängen, die im Tagesverlauf weit stärker schwanken als die Wassertemperaturen, und tagsüber Strahlung einen Wärmege-
winn bringt, ist es denkbar, daß mausernde Eiderenten nachts einen höheren Wär-
medarf haben. Sie könnten dann aus den bereits genannten Gründen Energie spa-

ren, wenn sie die Nahrungsaufnahme in die Nacht verlagern

Die Ursachen der Nachtaktivität während der Mauser können nicht abschließend bewertet werden. Möglicherweise handelt es sich bei der Nachtaktivität während der Mauser um eine endogen gesteuerte Verhaltensweise, die sich in anderen Gebieten als dem Wattenmeer entwickelt hat. "Historische" Einflüsse sind bei der Betrachtung der Verhaltensweisen der Eiderenten des Wattenmeeres grundsätzlich zu bedenken, da sie dieses Gebiet erst seit kurzer Zeit aufsuchen und auch die Ostseepopulation noch relativ jung ist (s. Kap. 4). Dies könnte einen Teil der Überlagerungen der Tages- und Tidenrhythmen vielleicht besser erklären, als die Bedingungen im Wattenmeer selber. Die Veränderungen im Aktivitätsrhythmus können daher als Abweichungen von einem diurnalen Grundrhythmus interpretiert werden, mit denen das Energiebudget optimiert werden soll.

7.5.2 Berechnung eines saisonalen Energiebudgets

Die tägliche Nahrungsaufnahme, und damit die täglich umgesetzte Energiemenge, kann mit der Aufnahmerate nahrungssuchender Eiderenten, dem Fleischgehalt der Muscheln und der täglich mit der Nahrungssuche verbrachten Zeit berechnet werden. Die Überlagerungen von Tages- und Tidenrhythmus und deren saisonalen Veränderungen erschweren jedoch die Berechnung des Aktivitätsbudgets, da die Beobachtungen nicht gleichmäßig über Tageszeiten und Tidenstände verteilt sind. Für die Wintermonate weisen die Telemetriedaten die höchste Aktivität zwischen 12.00 Uhr und 17.00 Uhr aus, die meisten Direktbeobachtungen in dieser Zeit erfolgten jedoch in der Zeit zwischen 10.00 und 15.00 Uhr. Zudem weisen die Telemetriedaten darauf hin, daß auch in den Wintermonaten, wenn die Eiderenten zeitweise nachtaktiv sind, nur selten beide Tiden eines Tages gleichmäßig genutzt werden. Das Aktivitätsbudget kann daher nicht als Mittelwert aus den Beobachtungsdaten errechnet werden.

Eine Reihe von Beobachtungen aus den Wintermonaten zeigen, daß der tägliche Zeitaufwand für die Nahrungssuche oberhalb von dem für eine Tide berechneten Wert von 3 Stunden liegt (Tab. 7.3). Ein Teil der Telemetriedaten ergab bereits eine Dauer allein der Tauchaktivität von 3 Stunden, und fehlende Tauchgänge bei Niedrigwasser sind als Hinweis zu werten, daß zu dieser Zeit noch zusätzlich gegründet wurde. Weitere Beobachtungen, bei denen die Gründelaktivität am Tag erfaßt werden konnte, weisen auf eine Gesamtzeit für die Nahrungssuche von mehr als 200 Minuten hin, in zwei Fällen konnten Zeiten von 246 und 255 Minuten belegt werden. Für die Berechnung des Energiebudgets im Winter wird von 220 Minuten Gesamtzeit Nahrungssuche ausgegangen. Bei einer mittleren Aufnahmerate von 0,85g AFTG/Minute nimmt eine Eiderente pro Tag 187 g auf, was einer Energieaufnahme von 4030 kJ entspricht. Das Gesamtgewicht der aufgenommenen Muscheln (Lebendnaßgewicht) beträgt 2,7 kg. Ausgehend von 75% Assimilationseffizienz beträgt der tägliche Energieumsatz 3022 kJ. Dies entspricht dem 4,3fachen des

Grundumsatzes einer 2,2 kg schweren Eiderente.

Tab. 7.3: Aktivitätsbudgets von Eiderenten im Königshafen

Tab. 7.3: Activity budgets of eiders in the Königshafen.

ad. M. Jonny	17.1.93:	taucht 82 Minuten, davon 34 Minuten nachts, gründelt 45 Minuten, nachts keine Tauchgänge bei Niedrigwasser (gründeln ?). Wenn Tag- und Nachtaktivität gleich sind, beträgt die Gesamtzeit für die Nahrungssuche etwa 180 Minuten .
	23.1.93	taucht 174 Minuten, zeitweise keine Tauchgänge bei Niedrigwasser (gründeln ?)
	25.1.93	taucht 178 Minuten, zeitweise keine Tauchgänge bei Niedrigwasser (gründeln ?)
	12.2.93:	taucht 53 Minuten, davon 43 Minuten nachts, gründelt 142 Minuten, taucht nachts bei Niedrigwasser, hat nachts daher wahrscheinlich nur wenig oder gar nicht gegründelt. Gesamtzeit Nahrungssuche beträgt 195 Minuten .
Weibchen	26.1.93:	taucht 160 Minuten, keine Tauchgänge bei Niedrigwasser (gründeln ?)
	27.1.93:	taucht 182 Minuten, keine Tauchgänge bei Niedrigwasser (gründeln ?)
ad. M. Egge-Bonke	12.2.93:	taucht 34 Minuten, gründelt 186 Minuten
	13.2.93:	taucht 115 Minuten, gründelt 131 Minuten
	14.2.93	taucht 8 Minuten, gründelt 216 Minuten
	16.2.93	taucht 60 Minuten, gründelt 73 Minuten
	23.2.93	taucht 145 Minuten, gründelt 74 Minuten die mittlere Zeit für Nahrungssuche beträgt 208 Minuten. 8,5% der telemetrisch registrierten Tauchgänge erfolgten nachts. Wenn in entsprechendem Umfang nachts gegründelt wurde beträgt die Gesamtzeit für die Nahrungssuche 220 Minuten .
ad. M. Oskar	2.2.93	taucht 180 Minuten
	8.2.93	taucht 218 Minuten, keine Tauchgänge bei Niedrigwasser (gründeln ?)
	9.2.93	taucht 208 Minuten, keine Tauchgänge bei Niedrigwasser (gründeln ?)
ad.M. Artur	28.2.93	gründelt 105 Minuten, taucht 66 Minuten, nachts keine Tauchgänge registriert, Gesamtzeit Nahrungssuche 171 Minuten
	4.3.93	taucht 72 Minuten, gründelt 183 Minuten, nachts keine Tauchgänge registriert, Gesamtzeit Nahrungssuche 255 Minuten

Für den Zeitraum Juni-Juli wurde davon ausgegangen, daß die Eiderenten 80 Minuten pro Tide für die Nahrungssuche aufwenden. Der Mittelwert für die Einzelbeobachtungen beträgt 94 Minuten, für die Scan-Beobachtungen 67 Minuten. Die Unterschiede ergeben sich zum Teil durch methodische Unterschiede, zum anderen aber dadurch, daß die Scan-Beobachtungen überwiegend zur Tagesmitte erfolgten, wenn die Aktivität relativ niedrig ist, die Einzelbeobachtungen dagegen in der zweiten Tageshälfte, wenn die Aktivität relativ hoch ist. Pro Tag suchen die Eiderenten demnach 157 Minuten nach Nahrung (1,96 Tiden/Tag). Bei einer Aufnahmerate von 0,825 g AFTG/Minute beträgt die tägliche Nahrungsaufnahme 130 g AFTG, was einer Energieaufnahme von 2802 kJ entspricht. Ausgehend von einer Assimilationsef-

fizienz von 75% beträgt der tägliche Energieumsatz 2101 kJ, was dem 3fachen des Grundumsatzes einer 2,2kg schweren Eiderente entspricht. Das Gesamtgewicht der aufgenommenen Muscheln (Lebendnaßgewicht) beträgt in diesem Fall 1,5 kg.

Für den Zeitraum August-September läßt sich mit den vorliegenden Daten kein Budget errechnen, da offensichtlich der größte Teil der Nahrungssuche dann nachts stattfindet und nicht erfaßt werden konnte.

Tab. 7.4: Saisonales Energiebudget für Eiderenten im Königshafen. Angegeben ist der tägliche Energieumsatz (Nahrungsaufnahme mal 75% Assimilationseffizienz) und die Höhe der bekannten Kosten für Nahrungserwerb und Nahrungsverarbeitung (s. Tab. 5.6 und Text). Als Überschuß wird die verbliebene Energiemenge bezeichnet, die für Aktivität u.a. verwendet werden kann. Alle Angaben in kJ.

Tab. 7.4: Seasonal energy budget of eiders in the Königshafen. The table shows calculated energy expenditure (food intake times 75% assimilation efficiency) and the costs of foraging and digestion (s. Tab. 5.6 and text). The amount of energy that can be used for activity, etc. is considered as surplus (Überschuß). All data are given in kJ.

	Winter	Sommer
Energieumsatz (DEE)	3022	2101
Grundumsatz (BMR)	700	700
Erwerb (Tauchen, Gründeln)	220	150
Schalenknacken	528	176
SDW	584	406
Aufwärmen der Nahrung	378	100
Thermoregulation	400	0
Überschuß	212	569
bei Kompensation für Thermoregulation	856	669

Anhand bekannter Energieausgaben läßt sich prüfen, ob das Budget ausgeglichen ist (Tab. 7.4). Für die Wintermonate decken die Aufwendungen nahezu die tägliche Energieaufnahme. Ein nennenswerter Überschuß kann nur erzielt werden, wenn die Energieausgaben für Aktivität und Verdauung auch einen Beitrag zur Thermoregulation leisten. Bei den angegebenen Aufwendungen für Nahrungserwerb und Verarbeitung wurde von den in Kapitel 5 ermittelten Werten ausgegangen. Die Aufwendungen für die Thermoregulation wurden anhand der Angaben von Jenssen et al. (1989) auf 400 kJ pro Tag geschätzt. Bei 4° C Wassertemperatur steigt der Stoffwechsel einer Eiderente, die in Ruhe auf dem Wasser schwimmt, um 35% an, so daß eine Eiderente etwa 250 kJ pro Tag aufwenden müßte. Da der Wärmeverlust durch Wind, Strömung und Wellenschlag höher einzustufen ist, wurde von 400 kJ pro Tag ausgegangen. Wind kann die thermostatischen Kosten von Vögeln deutlich

erhöhen (z.B. Goldstein 1983, Bakken 1990, Wiersma et al. 1993). Wiersma et al. (1993) zeigten, daß die thermostatischen Kosten von Vögeln im Wattenmeer durch den Windeinfluß im Mittel etwa doppelt so hoch sind, wie unter Laborbedingungen ohne Windeinfluß. Für Eiderenten wurde ein niedrigerer Wert angenommen, da diese auf dem Wasser schwimmend weniger windexponiert sind als Vögel, die auf den freien Watten stehen. Bei 20° C Wassertemperatur erreichen Eiderenten Thermoneutralität, daß heißt, sie müssen keine Energie für die Thermoregulation aufwenden. Das ist in den Sommermonaten annähernd gewährleistet. Für den Sommer wurden daher zunächst keine Aufwendungen für Thermoregulation außer dem Aufwärmen der Nahrung angenommen. Da der Energieumsatz für Lokomotion und andere Aktivitäten ebenfalls einen Beitrag zur Thermoregulation leistet (Paladino & King 1984, Webster & Weathers 1990, Bevan & Butler 1992, Zerba & Walsberg 1992) wurde angenommen, daß bis zu 40% des Energieumsatzes für die Thermoregulation genutzt werden können.

In den Wintermonaten könnten Eiderenten somit einen großen Teil des Energiebedarfs für Thermoregulation und das Aufwärmen der Nahrung über die Nahrungssuche und die Nahrungsverarbeitung decken und würden mit der aufgenommenen Nahrung einen Energieüberschuß von 856 kJ erzielen. Der tägliche Energieumsatz abzüglich der Kosten für die Ernährung würde somit das 2,2fache des Grundumsatzes betragen. Die Ausführungen verdeutlichen wie wichtig es ist, die Wärmeproduktion von Aktivität und Verdauung optimal zu nutzen.

In den Sommermonaten können Eiderenten nach dieser Rechnung einen Energieüberschuß von 669 kJ erzielen, was einem Energieumsatz abzüglich der Kosten für die Nahrungssuche vom 2fachen des Grundumsatzes entspricht.

Das vorliegende Energiebudget baut auf einer Kette von Beobachtungen, Messungen und Annahmen auf, bei der jedes Glied mit einer eigenen Variabilität und einer Ungenauigkeit in der Erfassung der jeweiligen Parameter behaftet ist. Als "harte" Grundlagen des Budgets sind dabei vor allem die Daten zur Größe der aufgenommenen Muscheln, zum Energiegehalt der Muscheln und zur Ausnutzung der Nahrung anzusehen. Sie sind durch hohe Stichprobenzahlen und direkte Messungen gut abgesichert. Als "weiche" Grundlage sind demgegenüber die Daten zur Aufnahme rate und zur täglichen Aktivität anzusehen. Genauigkeit und Repräsentativität der Beobachtungen im Freiland ließen sich nur begrenzt überprüfen. Die unterschiedlichen Ergebnisse der Scan- und der Einzelbeobachtungen (Abb. 7.7 und 7.14) weisen, obwohl sie den gleichen Trend angeben, auf die Schwierigkeiten bei der Erstellung eines quantitativen Budgets hin. Die abweichenden Ergebnisse sind dabei nicht allein methodisch bedingt. Individuelle Verhaltensmuster beeinträchtigen die Repräsentativität der Einzelbeobachtungen und telemetrischen Untersuchungen. So wich in den Sommermonaten ein Teil der individuell markierten Eiderenten deutlich von dem generellen Verhaltensmuster (Nachtaktivität) ab und ging ausführlich tagsüber der Nahrungssuche nach (s. Abb. 7.15). Besonders in den Wintermonaten suchte ein Teil der Eiderenten zeitweilig abseits der geschlossenen Muschelbänke nach

Nahrung. In diesen Bereichen konnten teilweise keine Aufnahmeraten bestimmt werden, da sie zu weit von den Beobachtungstürmen entfernt waren.

Die Höhe des angegebenen Budgets und der saisonalen Unterschiede ist daher zur Diskussion zu stellen. Swennen (1976) ermittelte bei gekäfigten Eiderenten, die mit Herzmuscheln gefüttert wurden, eine mittlere tägliche Nahrungsaufnahme von 107 g AFTG, was einer Energieaufnahme von 1740 kJ bei 75% Assimilationseffizienz entspricht. Geht man davon aus, daß der Aufwand für die Nahrungsverarbeitung in der gleichen Größenordnung wie bei Miesmuscheln liegt (die Schalen von Herzmuscheln sind stabiler als die von Miesmuscheln (Piersma et al. 1993a), aber das Volumen von Herzmuscheln gleicher Länge ist größer), würde der größte Teil des Energieumsatzes dieser Vögel auf den Grundumsatz und die Verarbeitung der Nahrung entfallen. Bei gekäfigten Vögeln entstehen kaum Kosten für Lokomotion und die thermostatischen Kosten können zu hohen Anteilen mit der Verarbeitung der Nahrung beglichen werden. Im Freiland ist ein höherer Energieumsatz zu erwarten, da die Vögel längere Zeit schwimmen und die thermischen Bedingungen ungünstiger sind. Nach den vorliegenden Ergebnissen könnten Eiderenten im Sommer etwa 670 kJ für Aktivität und Mauser aufwenden. Als energieaufwendige Aktivitäten treten in dieser Zeit Putzen und Schwimmen mit 13% und 15% Zeitanteil pro Tide während der Helligkeitsperiode auf. Den Energieumsatz während des Putzens geben Wooley & Owen (1978) für Dunkelenten mit dem 1,7fachen des Grundumsatzes an, Grémillet & Schmid (1993) für Kormorane (*Phalacrocorax carbo*) mit dem 2,2fachen des Grundumsatzes. Unter der Annahme, daß Eiderenten nachts den gleichen Zeitanteil für die Gefiederpflege aufwenden, entfallen pro Tag 187 Minuten auf diese Aktivität. Der Energiebedarf für das Putzen würde dann 92 kJ pro Tag betragen.

Der Energieumsatz beim Schwimmen hängt von der Geschwindigkeit und dem Körperbau des Vogels ab. Der Energieumsatz schwimmender Enten bleibt bis zu einer Geschwindigkeit von etwa 0,5 m/s konstant und steigt bei höheren Geschwindigkeiten stark an (Prange & Schmidt-Nielsen 1970, Woakes & Butler 1983 und 1986, Baudinette & Gill 1985). Bei optimaler Schwimmgeschwindigkeit (niedrigste Transportkosten/Weg) beträgt der Energieumsatz etwa das 2fache des Grundumsatzes. Wenn Eiderenten 15% des Tages, also 216 Minuten, bei optimaler Geschwindigkeit schwimmen, verbrauchen sie dafür etwa 106 kJ. Ein höherer Energiebedarf ist durch Windeinfluß zu erwarten. Wind wirkt durch Druck, gegen den Eiderenten anschwimmen müssen, und Wellenbildung, die die Fortbewegung erschwert. Eiderenten verbringen auch im Sommer einen großen Teil des Tages auf dem Wasser und manche gehen gar nicht an Land. Da windstille Tage an der Nordseeküste die Ausnahme sind (Abb. 4.3), müssen Eiderenten fast immer Kraft aufwenden, damit sie nicht mit dem Wind verdriften.

In den Sommermonaten führen die Eidererpel einen umfangreichen Gefiederwechsel durch: im Juni wird ein Schlichtkleid angelegt, worauf im Juli und August (im Königshafen etwas später) das Großgefieder mit den Flügeldeckfedern und dem Rückengefieder gemausert wird, um dann im Verlauf von September bis Oktober

wieder das Brutkleid anzulegen (Joensen 1973, Kirkeby 1975, Ginn & Melville 1983). Eiderenten sind also im Sommer für 4-5 Monate in der Mauser. Das Federgewicht einer Eiderente wurde von R. P. Wilson (pers. Mitt.) mit 144g bestimmt. Das entspricht in etwa Ergebnissen an Tauchenten, bei denen die Federmasse etwa 8,5% des Gesamtgewichtes beträgt (Stephenson 1993), wobei der größte Teil auf das Kleingefieder entfällt. Das relative Federgewicht sollte bei Eiderenten aufgrund der größeren Körpermasse etwas niedriger liegen. Da Eidererpel einen Teil des Kleingefieders im Laufe des Sommers zweimal mausern wird die gebildete Federmasse auf 180g geschätzt. Die Kosten für die Federsynthese sind proportional zum Grundumsatz und betragen für einen 2,2 kg schweren Vogel etwa 86 kJ/g (Lindström et al. 1993). Die täglichen Kosten für die Mauser betragen im Mittel daher 114 kJ, wenn die Mauser gleichmäßig über einen Zeitraum von 4 1/2 Monaten gestreckt wird. Während der Schwungfedermauser werden neben dem Großgefieder außerdem die Flügeldeckfedern und ein Teil des Rückengefieders erneuert. In der vierwöchigen Periode der Flugunfähigkeit werden damit etwa 1,3g Federn pro Tag produziert (17,5g Schwungfedern, 14g Deck- und Rückenfedern, 2,5g Schwanzfedern; eigene Messungen an Totfunden). Die energetischen Kosten für die Mauser liegen dann bei 110 kJ pro Tag, wenn weiteres Kleingefieder vermausert wird entsprechend höher. Die energetischen Kosten der Mauser betragen somit nur etwa 5% des geschätzten täglichen Energieumsatzes während der Sommermonate.

Aufgrund der Messungen von Jenssen et al. (1989) wurde zunächst davon ausgegangen, daß Eiderenten im Sommer nahezu Thermoneutralität erreichen und somit keine thermostatischen Kosten haben. Arbeiten an anderen Arten zeigten jedoch, daß die Untere Kritische Temperatur, die die Grenze der Thermoneutralität markiert, im Sommer zum Teil beträchtlich höher liegt als im Winter (z.B. Rintamäki et al. 1983, Mortensen & Blix 1986, Oberlag et al. 1990, s.a. Marsh & Dawson 1989). Bei weiblichen Eiderenten fanden Gabrielsen et al. (1991) im Sommer eine Untere Kritische Temperatur in Luft von 7° C, was um 11,5° C über dem Winterwert (Jenssen et al. 1989) liegt. Der Sommerwert ist mit Vorbehalt zu verwenden, da das Standardprotokoll nicht befolgt wurde und die Messungen nicht in Dunkelheit stattfanden. Der hohe Unterschied deutet jedoch auf einen Anstieg der Unteren Kritischen Temperatur hin. Die Untersuchungen im Königshafen befaßten sich überwiegend mit mausernden Männchen, die zu dieser Zeit den größten Teil des Eiderentenbestandes im Wattenmeer stellen (Swennen et al. 1989a, Nehls 1991). Da die Mauser die Wärmedurchlässigkeit des Gefieders erhöht (Payne 1972, King 1980), ist anzunehmen, daß Eiderenten im Sommer eine höhere Untere Kritische Temperatur als im Winter haben. Daraus folgt, daß Eiderenten im Sommer an kühlen und windigen Tagen in gewissem Umfang thermostatische Kosten zu begleichen haben. Zumindest ein Teil dieser Kosten wird jedoch durch die Wärmebildung von Nahrungsverarbeitung und Lokomotion (s.o.) beglichen.

Ein tägliches Energiebudget im Freiland, das im Sommer nur 20% höher als unter Gefangenschaftsbedingungen liegt, scheint insgesamt in einer realistischen Grö-

Benordnung zu liegen. In Anbetracht des relativ geringen Energiebedarfs für die Fettersynthese dürfte der tägliche Energieumsatz auch während der Periode der Flugunfähigkeit im August und September in diesem Bereich liegen.

Die Absicherung des Winterbudgets ist demgegenüber etwas schwieriger. Mit einem täglichen Energieumsatz von 3000 kJ, was dem 4,3fachen des Grundumsatzes entspricht, liegt diese Untersuchung im oberen Bereich bisher (mit Doppelt-markiertem Wasser) gemessener Energieumsätze bei Vögeln (Drent & Daan 1980, Birt-Friesen et al. 1989, Bryant & Tatner 1990, Peterson et al. 1990). Die maximale Leistung, die ein Vogel über einen längeren Zeitraum erbringen kann, ohne Körperreserven anzugreifen, liegt vermutlich etwa beim 4-5fachen des Grundumsatzes (Drent & Daan 1980, Kirkwood 1983, Peterson et al. 1990). Eine Reihe von Untersuchungen belegen, daß dieser Wert regelmäßig erreicht, aber nur selten überschritten wird. Seevögel haben generell hohe Energieumsätze und erreichen im Mittel das 3,8fache des Grundumsatzes (24 Untersuchungen (Albatrosse ausgenommen), ICES 1994). Alle diese Untersuchungen wurden jedoch während der Brutzeit durchgeführt, in der die Altvögel Nahrung für die Jungen sammeln und dadurch einen erhöhten Energieumsatz haben. Bei vielen Arten liegt der Energieumsatz während der Brutzeit höher als im Winter, wenn energieaufwendige Aktivitäten reduziert werden und durch die Wahl schützender Habitate die thermostatischen Kosten minimiert werden. So erreichen Auerhühner (*Tetrao urogallus*) im Winter einen Energieumsatz vom 1,8fachen des Grundumsatzes (Andreev & Hildén 1994), Rauhußhühner (*Dendragapus obscurus*) das 1,6fache (Pekins et al. 1994) und Weißkopfseeadler (*Haliaeetus leucocephalus*) sogar nur das 1,3fache (Stalmaster & Gessaman 1984).

Sinkende Umgebungstemperaturen und abnehmender Fleischgehalt der Muscheln lassen einen Anstieg des Energieumsatzes bei Eiderenten im Winter erwarten. Zugleich verbringen Eiderenten im Winter weniger Zeit an Land und suchen auch bei Hochwasser nach Nahrung, was mit einem höheren energetischen Aufwand verbunden ist. Eiderenten können die thermostatischen Kosten kaum durch die Wahl schützender Habitate senken. Die einzige Möglichkeit - Rast an Land - wird gerade im Winter nur wenig genutzt, da die Vögel dann in der ganzen Helligkeitsperiode aktiv sind. Viele Eiderenten gehen im Winter gar nicht an Land. Die Aktivität der Eiderenten wird zudem wesentlich durch äußere Einflüsse bestimmt. Der Aufwand, auf dem Meer innerhalb eines bestimmten Gebietes zu bleiben, wird von den Strömungen und vom Wind bestimmt. Im Sommer driften die Eiderenten oft mit der Strömung zwischen Rast- und Nahrungsgebieten hin und her. Im Winter, wenn die Eiderenten auch bei Hochwasser aktiv sind, ist dies kaum möglich. In den Pausen zwischen den Aktivitätsperioden lassen sich Eiderenten zwar oft verdriften, sie müssen die Strecke dann aber wieder zurückschwimmen, um die Nahrungsgründe wieder zu erreichen. Einen täglichen Energieumsatz - abzüglich der Kosten für die Ernährung - vom 2fachen des Grundumsatzes würden Eiderenten erreichen, wenn sie den ganzen Tag bei niedriger Geschwindigkeit schwimmen. Kosten für Thermoregulation, Putzen, Balz, sozialen Interaktionen oder anderen Aktivitäten würden den Energie-

umsatz entsprechend erhöhen. Die hohen Kosten und die niedrige energetische Effizienz der Ernährung mit intakten Muscheln (s. Kap. 5) führen dann zu einem sehr hohen Energieumsatz. Im Winter sind mehr als 50% des Energiebudgets direkt mit der Nahrungsaufnahme verbunden (Tab. 7.3), was kaum Spielraum für ein niedrigeres Budget läßt. Betrachtet man nur den Teil des Budgets, der nicht an Grundumsatz oder Nahrungsaufnahme gebunden ist (Rest in Tab. 7.3), so beträgt der Unterschied zwischen Sommer und Winter lediglich 28%.

Die Ergebnisse weisen klar auf einen im Winter ansteigenden täglichen Energieumsatzes hin. Die unabhängig voneinander ermittelten Daten zur täglichen Nahrungsaufnahme und zur physiologischen Nahrungsausnutzung geben dabei ein konsistentes Bild. Der errechnete Energieüberschuß würde ausreichen, die Kosten für Thermoregulation und Aktivität zu decken.

Geht man davon aus, daß Eiderenten im Winter mit der Nahrungssuche einen Überschuß vom 2fachen des Grundumsatzes erzielen müssen, ist ein niedrigeres Gesamtbudget nur möglich, wenn die Kosten der Nahrungssuche reduziert oder der Gewinn der Nahrungssuche erhöht werden könnten. Ein Teil der Kosten des Nahrungserwerbs, z.B. SDW und die Erwärmung der Nahrung, ist obligatorisch und kann nicht reduziert werden. Die Kosten für das Schalenknacken könnten durch die Selektion dünnschaliger Muscheln verringert werden. Die Wachstumsbedingungen für Muscheln sind innerhalb der Muschelbänke nicht gleich und mit der Dichte der Besiedlung und der Trockenfallzeit korreliert. In Bereichen mit günstigen Wachstumsbedingungen ist der Fleischgehalt höher und das Schalengewicht niedriger (z. B. Goss-Custard et al. 1993). Die Bedeutung dieser Unterschiede für die Nahrungsaufnahme der Eiderente ist jedoch schwer zu bewerten, da die Wahl einzelner Muscheln von weiteren Faktoren bestimmt wird (z.B. Vertrossung) und nicht klar ist, in welchem Maße Eiderenten die Qualität der intakt verschluckten Muscheln erkennen können. Da die Kosten für das Schalenknacken zur Hälfte zur Thermoregulation beitragen, würde aber selbst eine Halbierung dieser Kosten nur etwa 140 kJ pro Tag einsparen.

Einen deutlich höheren Energiegewinn würden Eiderenten bei einer besseren Assimilationseffizienz erzielen. Mit einer Assimilationseffizienz von 85%, wie an anderen Arten festgestellt (Castro et al. 1989, Karasov 1990), würde der Energiegewinn um 20% ansteigen, da die Kosten für die Nahrungsaufnahme konstant blieben. Dies würde eine effektive Reduzierung des Gesamtbudgets zulassen. Die einzige Untersuchung der Assimilationseffizienz von Eiderenten lag mit 75% (Cantin et al. 1974) jedoch im Mittel der Assimilationseffizienzen karnivorer Vögel.

Bislang gibt es keine vergleichbaren Untersuchungen zum Energiehaushalt von anderen Seevögeln im Winter, die eine Einordnung der Befunde erlauben. Der winterliche Anstieg des Energieumsatzes stimmt mit Ergebnissen verschiedener Untersuchungen an Watvögeln überein, die wegen ihres Vorkommens in exponierten Habitaten - ähnlich wie Seevögel - Witterungseinflüssen direkt ausgesetzt sind. Watvögel

erreichen im Wattenmeer oder anderen nördlichen Überwinterungsgebieten einen Energieumsatz von mehr als dem 4fachen des Grundumsatzes (Drent & Piersma 1990, Castro et al. 1992, Wiersma & Piersma 1993). In südlichen Überwinterungsgebieten ist der Energieumsatz dagegen nur etwa halb so hoch.

Bei der Eiderenten treten, neben erhöhten thermostatischen Kosten, der hohe Aufwand und die niedrige Effizienz der Nahrungssuche als Ursache für den hohen Energieumsatz im Winter in den Vordergrund. Dies wird im Vergleich mit anderen Wasservögeln deutlich. Der tägliche Energieumsatz herbivorer Gänse (*Branta leucopsis* und *Branta bernicla*) und Pfeifenten (*Anas penelope*), bei denen die Nahrungsaufnahme mit sehr geringem Aufwand verbunden ist, beträgt nur etwa das 2,5fache des Grundumsatzes. Dieser Wert wird auch während der Anlagerung von Fettreserven für den Zug kaum überschritten (Drent et al. 1979, Madsen 1988, Mayhew 1988, Stock & Hofeditz 1994, Brunckhorst in Vorb.). Bei diesen Arten liegt der Energieumsatz von fressenden und rastenden Individuen im Winter etwa gleich hoch bei jeweils etwa dem 2fachen des Grundumsatzes. Obwohl der tägliche Zeitaufwand für die Nahrungssuche bei den herbivoren Wasservögeln wesentlich höher liegt als bei Eiderenten, und bei Pfeifenten mehr als 14 Stunden betragen kann, ist der tägliche Energieumsatz deutlich niedriger. Die zeitweise erheblichen thermostatischen Kosten (s. Wiersma et al. 1993) müssen auch bei diesen Arten überwiegend durch die Wärmebildung bei der Lokomotion und der Verdauung beglichen werden.

Das enge Energiebudget der Eiderente im Winter verdeutlicht die Notwendigkeit, die Wärmeproduktion der Nahrungsverarbeitung optimal zu nutzen (s. Tab. 7.4). Die Hypothese, daß Eiderenten die Nahrungsaufnahme zeitlich strecken, um die Wärmeausnutzung zu verbessern, wird durch die Berechnungen zum Energiebudget untermauert. Eiderenten können die Erwerbskosten senken, indem sie die Nahrungssuche auf die Niedrigwasserperiode beschränken, oder die Ausnutzung der Wärmeproduktion der Nahrungsaufnahme optimieren, indem sie die Nahrungssuche zeitlich strecken. Die Ergebnisse weisen auf einen Kompromiß hin, indem die Nahrungssuche bei Niedrigwasser intensiviert, bei Hochwasser jedoch deutlich gestreckt wird. Die Hochwasseraktivität im Winter und die zusätzliche Nachtaktivität in dieser Zeit sind demnach nicht allein so zu begründen, daß die Nahrungssuche am Tage und bei Niedrigwasser nicht ausreicht, sondern durch eine optimierte Nutzung der Spezifisch Dynamischen Wärme.

Die Qualität der Nahrung steuert somit Energiehaushalt und Aktivitätsrhythmus der Eiderente. Unterschiede im Fleischgehalt oder in der Schalenstärke der Muscheln können die Lebensbedingungen von Eiderenten in unterschiedlichen Gebieten daher wesentlich beeinflussen. Das Wachstum von Mollusken wird in tidebeeinflussten Gebieten wesentlich durch das Nahrungsangebot (Plankton) und die zeitliche Verfügbarkeit desselben bestimmt. Innerhalb eines Einstromgebietes verändern sich die Wachstumsbedingungen entlang der Gradienten 'Entfernung zum Einstrom' und 'Tidenniveau' (Peterson & Black 1987, Kamermans 1992, Goss-Custard et al. 1993, Wanink & Zwarts 1993, Ruth 1994). Wachstum und Fleischgehalt sind negativ mit

der Schalenstärke korreliert (Goss-Custard et al. 1993, Ruth 1994). Die Qualität des Nahrungsangebots verändert sich daher systematisch innerhalb von Einstromgebieten.

Vögel können die Höhe ihres Energieumsatzes nicht unbegrenzt steigern und über längere Zeit nicht deutlich mehr als das 4fache des Grundumsatzes leisten. Begrenzend wirkt dabei die Kapazität, Nahrung zu verarbeiten und dem Stoffwechsel Energie verfügbar zu machen (Weiner 1992). Im Königshafen liegt der Energieumsatz der Eiderenten im Winter dicht an der Grenze der physiologischen Kapazität. Das heißt, daß steigende Energieausgaben nicht durch eine weitere Erhöhung der Nahrungsaufnahme beglichen werden können. Auch im Hinblick auf die Höhe des täglichen Energiebudgets erscheint es daher für Eiderenten primär wichtig zu sein, die Effizienz der Nahrungsaufnahme zu optimieren und Bereiche aufzusuchen, die Muscheln mit einer hohen Qualität hinsichtlich des Fleischgehalts und der Schalenstärke bieten. Die Qualität der Nahrung bestimmt wesentlich, welcher Teil eines in der Höhe begrenzten Energiebudgets für Aktivitäten, Aufbau von Körperreserven oder Reproduktion genutzt werden kann. Gebiete, in denen die Qualität der Nahrung keinen ausreichenden Energiegewinn erlaubt, sollten daher gemieden werden.

8. Beziehungen zwischen Eiderentenbeständen und Nahrungsangebot

Ziel dieses Kapitels ist es, anhand dreier Fallstudien die Beziehungen zwischen den Eiderentenbeständen des Wattenmeeres und ihrem Nahrungsangebot (Muschelbestände) darzustellen. Es soll untersucht werden, welchen Einfluß die Eiderenten auf die Muschelbestände haben, in welchem Maße die in den vorgehenden Kapiteln dargestellten Ansprüche an das Nahrungsangebot dessen Ausnutzung durch Eiderenten beeinflussen und welchen Einfluß Fluktuationen der Muschelbestände auf die Bestände der Eiderenten haben.

8.1 Fallstudie I: Einfluß der Eiderenten auf die Miesmuschelbestände im Königshafen

Die Größe der Populationen freilebender Vögel wird häufig durch ein begrenztes Nahrungsangebot bestimmt und es ist allgemein anerkannt, daß die Ausbeutung einer Ressource durch die sie nutzenden Vögel zu Nahrungsknappheit führen kann. Die Frage, wie häufig eine Population eine Situation der Nahrungsknappheit erfährt und auf welchem Niveau ein derartiger Einfluß wirkt, ist offen und kann nicht generell beantwortet werden (s. Newton 1980). Interaktionen zwischen Vögeln haben einen bedeutenden Einfluß darauf, welcher Teil einer Population Zugang zu einer bestimmten Ressource erhält und welcher Teil nicht. Die Ausnutzung einer Ressource kann durch aggressives Verhalten der sie nutzenden Vögel begrenzt werden, wodurch der Einfluß der Vögel auf die Ressource geringer wird. Zahlreiche Untersuchungen an Austernfischern auf Miesmuschelbänken zeigten, daß aggressives Verhalten die Dichte nahrungssuchender Vögel begrenzt, so daß die Prädationsrate selbst in den bevorzugten Nahrungsgründen nur 25 bis 40% der bevorzugten Größenklassen pro Winter erreicht (Zwarts & Drent 1981, Goss-Custard & Durell 1984). Ein Nahrungsterritorium eines Austernfischers enthält also viel mehr Muscheln, als der Vogel während eines Winters konsumieren kann. Territoriales Verhalten kann die Dichte von Populationen unabhängig vom Nahrungsangebot bestimmen (Patterson 1980, Newton 1992, s.a. Davies & Houston 1984).

Schwarmbildende Wasservögel scheinen demgegenüber eine grundsätzlich andere Strategie bei der Ausnutzung von Nahrungsressourcen zu repräsentieren. Enten und Gänse bilden oft Schwärme von mehreren tausend Exemplaren und zahlreiche Untersuchungen an herbivoren Wasservögeln (van Eerden 1984, Madsen 1988), Tauchenten (Suter 1982b) und Eiderenten (Raffaelli et al. 1990) belegen, daß diese Vögel ihre Nahrungsressourcen bis zur Erschöpfung derselben ausbeuten können. Soziale Interaktionen beeinflussen jedoch auch die Dichte nahrungssuchender Schwarmvögel. Häufige aggressive Begegnungen können die Nahrungsaufnahme behindern und so die Dispersion von Vögeln fördern, auch wenn keine Territorien

verteidigt werden (s. Goss-Custard 1980).

In diesem Kapitel wird die Ausnutzung unterschiedlicher Miesmuschelbänke im Königshafen in den Jahren 1990 bis 1992 beschrieben. Ziel der Untersuchung war es, den Einfluß der Eiderente auf die Struktur der Muschelbänke und die Dichte der Muscheln zu ermitteln und festzustellen, welche Faktoren die Prädationsrate durch Eiderenten beeinflussen.

8.1.1 Eiderenten: Bestand und Verteilung im Königshafen 1990-92

Eiderenten wurden ganzjährig im Königshafen angetroffen. Die niedrigsten Zahlen wurden während der Brutzeit (Mai-Juni) festgestellt, wenn nur etwa 500 Nichtbrüter, zumeist noch nicht geschlechtsreife Vögel, im Königshafen verblieben. Die höchsten Bestände wurden während des Herbstzuges mit bis nahe 4500 Exemplaren erreicht (Abb. 8.1). Der Zustrom baltischer Eiderenten setzte im Juni ein. Der Mauserbestand erreichte nur selten mehr als 1000 Exemplare, was eine Folge regelmäßiger Störungen durch Surfer und Schiffsverkehr war (Ketzenberg 1993). Der Mauserbestand des Königshafens wurde überwiegend aus immaturren Vögeln gebildet, während in anderen Teilen des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres die Trupps mausernder Eiderenten zu über 80% aus adulten Männchen bestehen (Nehls 1991). Im Laufe des Herbstzuges stiegen die Bestände im Königshafen stark an und die Zusammensetzung der Bestände glich dann der im restlichen Wattenmeer, mit einem leichten Überschuß an adulten Männchen. Der Winterbestand schwankte mitunter stark, was vermutlich durch Bestandsverlagerungen innerhalb des Sylter Wattenmeeres begründet war. Zum Teil spiegelten die Schwankungen der Zählergebnisse aber auch wetterbedingte Probleme bei der Bestandserfassung wider.

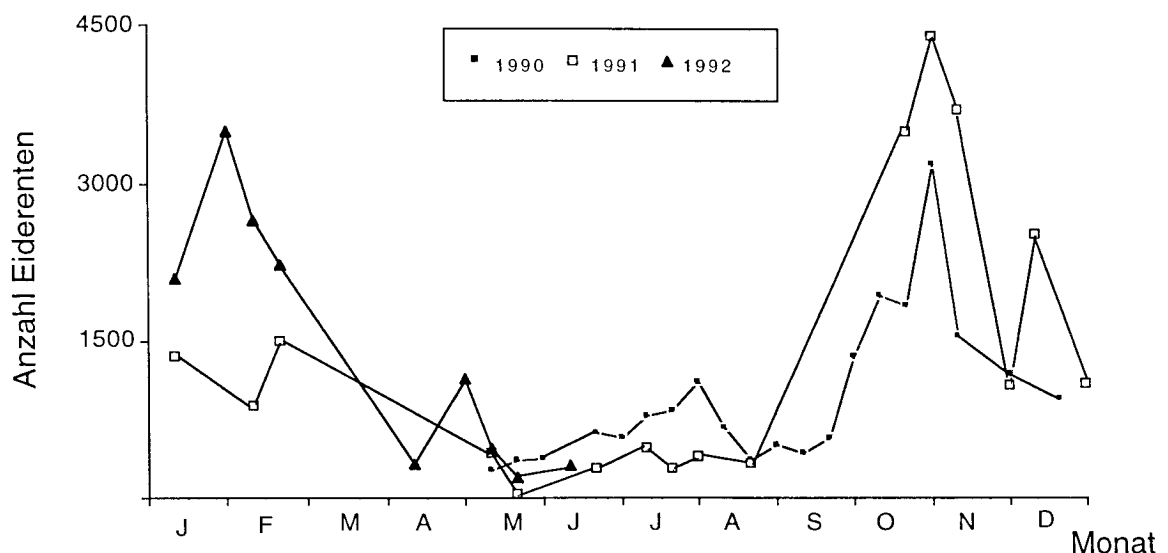


Abb. 8.1: Bestandsverlauf der Eiderente im Königshafen 1990-92.

Fig. 8.1: Phenology of eider numbers in the Königshafen 1990-92.

Eiderenten ernährten sich im Königshafen in den meisten Monaten überwiegend von Miesmuscheln. Zur Nahrungssuche befanden sich die meisten Enten oft im Bereich der Miesmuschelbänke am Ausgang des Königshafen (Abb. 4.4, Ketzenberg 1991). Im Laufe der Untersuchungen im Königshafen 1990-94 wurden 16 Beutetierarten in der Nahrung der Eiderente durch Kotuntersuchungen oder Direktbeobachtung nachgewiesen (Tab. 8.1) von denen jedoch nur wenigen eine quantitative Bedeutung zufiel.

Tab. 8.1: Liste der Tierarten, die als Nahrung der Eiderente im Königshafen nachgewiesen wurden.

Tab. 8.1: List of animal species found in the diet of eiders in the Königshafen.

Mytilus edulis
Cerastoderma edule
Macoma balthica
Ensis directus
Venerupis pullastra
Littorina littorea
Crepidula fornicata
Carcinus maenas
Eupagurus bernhardii
Nereis virens
Lanice conchilega
Asterias rubens
Balanidae
Echinoidea
Anguilla anguilla
 Plattfische sp.

Der Anteil der Miesmuschel an der Nahrung der Eiderenten lag in den meisten Monaten oberhalb von 80% (Abb.8.2). Auf den Miesmuschelbänken wählten Eiderenten Muscheln zwischen 30 und 55mm aus (s. Kap. 5), wodurch sich die Prädation auf etwa ein Drittel der Muschelpopulation konzentrierte.

Während des Herbstzuges lag der Anteil der Herzmuschel zeitweise über dem der Miesmuschel. Im Oktober und November, wenn der Eiderentenbestand im Königshafen auf bis zu 4500 Exemplare anstieg, suchten oft große Teile der Entenbestände abseits der Miesmuschelbänke auf den Wattflächen nach Nahrung (s.u.). Im Frühjahr, bei niedrigen Eiderentenbeständen, erreichten Strandkrabben (*Carcinus maenas*) bis zu 20% Anteil an der Nahrung. Die Beobachtungen zur Nahrungsaufnahme deuteten an, daß Strandkrabben überwiegend von juvenilen Eiderenten aufgenommen wurden. Im Juli und August wurden bis zu 50 adulte Weibchen beobachtet, die in Trampelkuhlen den Polychaeten *Lanice conchilega* aus dem Sediment spülten. Dies stellt ein charakteristisches Verhalten von Weibchen während der Brutzeit dar (Schiebel in Vorb.) und wurde während des restlichen Jahres nicht beobachtet. Alle weiteren Arten wurden nur vereinzelt festgestellt.

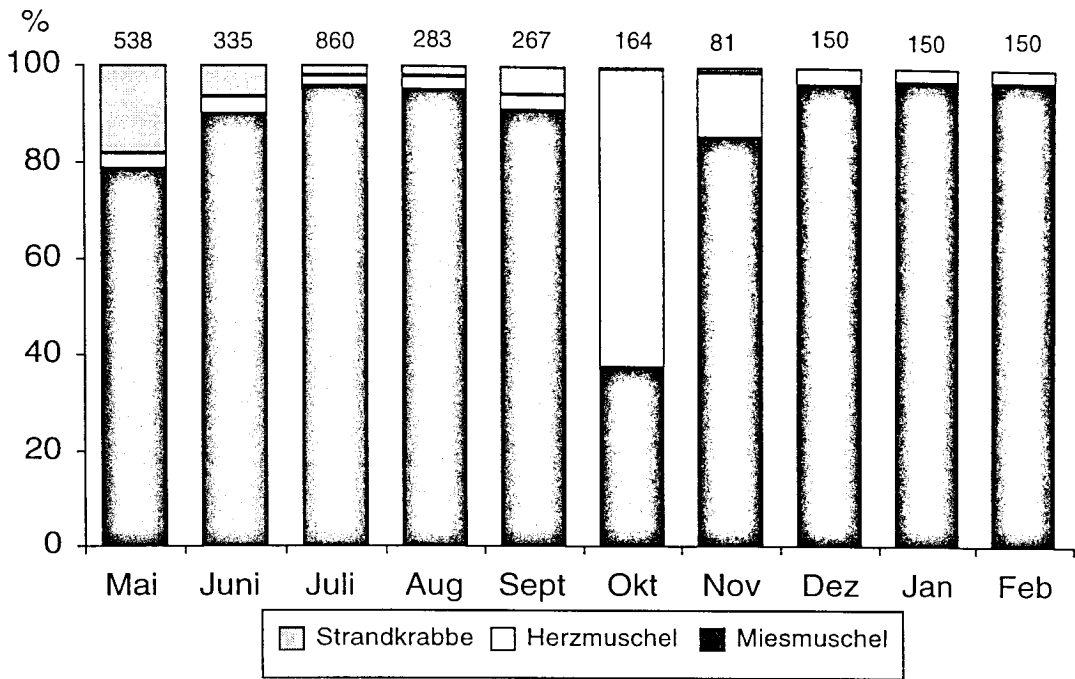


Abb. 8.2: Saisonale Entwicklung der Nahrung der Eiderenten im Königshafen 1990-91 nach Kotuntersuchungen auf dem Hochwasserrastplatz Uthörn. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl der untersuchten Kothaufen an.

Fig. 8.2: Seasonal changes in the composition of the diet of eiders in the Königshafen 1990-91 as determined by faecal analysis. The numbers indicate the numbers of faeces investigated.

Wichtigste Nahrungsgebiete waren die südöstlich von Uthörn gelegene Bank A und die inselartige Muschelbank B (Abb. 4.4). Die Eiderentenzahlen auf Bank B waren im Mittel 2,5 mal so hoch wie auf Bank A (Ketzenberg 1991). Wenn die Bestände im Königshafen niedrig waren, konzentrierte sich der größte Teil der Eiderenten auf Bank B. Im Juli hielten sich bis zu 90% der anwesenden Eiderenten zur Nahrungssuche auf dieser Muschelbank auf. Der Anteil Eiderenten, der auf Bank B Nahrung suchte, war durch eine negative Beziehung zum Gesamtbestand gekennzeichnet (Abb. 8.3). Mit ansteigenden Eiderentenzahlen im Herbst verteilten sich die Eiderenten im Königshafen und auf Bank B blieben die Zahlen konstant. Die Anzahl Eiderenten, die auf dieser Bank nach Nahrung suchte, überstieg 1000 bis 1500 Exemplare nicht. Während des Bestandsmaximums suchte ein bedeutender Teil der Eiderenten abseits der Muschelbänke auf den Wattflächen nach Nahrung, wo überwiegend Herzmuscheln gefressen wurden (Abb. 8.2). Mit dem Rückgang der Bestände im Winter konzentrierten sich die Eiderenten wieder auf Bank B, wo im Frühjahr wiederum etwa 80% der anwesenden Eiderenten nach Nahrung suchten. Diese saisonalen Veränderungen der Verteilungsmuster wurden auch in den folgenden Jahren 1993 und 1994 festgestellt.

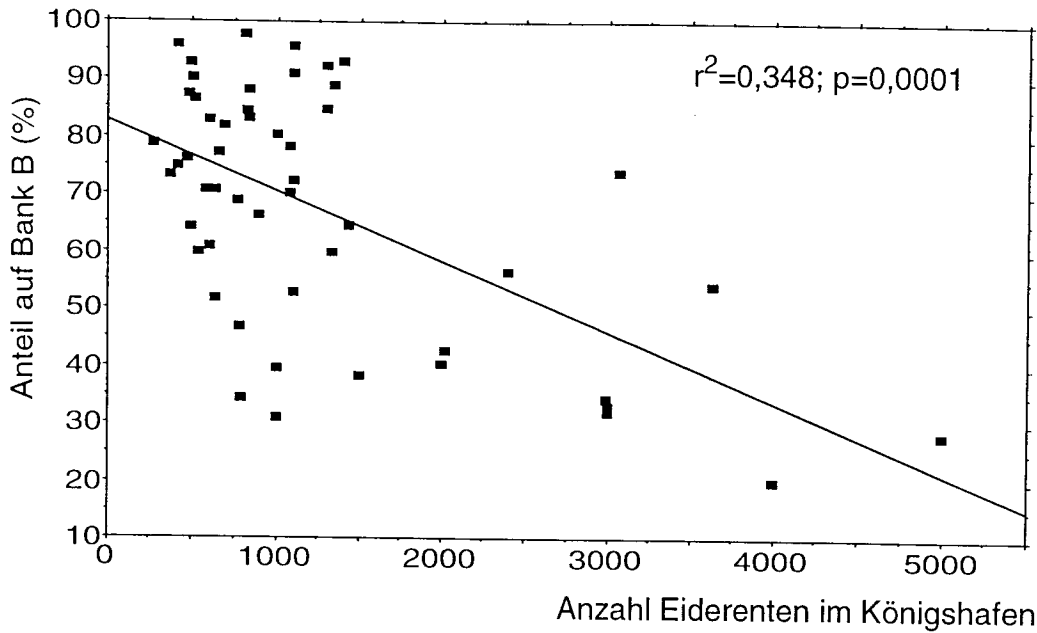


Abb. 8.3: Beziehung zwischen Eiderentenbeständen im Königshafen und dem Anteil, der auf Muschelbank B Nahrung sucht. Als Anteil auf Bank B wurden Höchstwerte von einzelnen Niedrigwasserperioden aus den Daten kontinuierlicher Scan-Beobachtungen ausgewählt.

Fig. 8.3: Correlation of eider numbers on mussel bed B and total numbers in the Königshafen. Numbers on bed B are maximum numbers during low water level when feeding activities are highest and were selected from continuous scan observations.

8.1.2 Miesmuscheln: Bestände und Einfluß der Prädation durch Eiderenten

Die Muschelbänke im Königshafen waren nicht gleichmäßig mit Muscheln bedeckt. Bereiche mit Miesmuscheln wechselten mit Pfützen oder Wattflächen. Die Bedeckung auf Bank B wurde anhand von Luftbildern aus dem August 1992 ermittelt. Die Muschelbank erstreckte sich über eine Fläche von 0,14 km², von der 25 bis 30% mit Muscheln bedeckt waren. Die von Muscheln bedeckte Fläche von Bank A lag in der gleichen Größenordnung. Die Ausdehnung von Bank A war anhand der Luftbilder jedoch nicht genau festzulegen, da die Muscheln hier stärker verstreut waren.

Die Struktur der Muschelbänke wies mit einer breiten Längenhäufigkeitsverteilung darauf hin, daß diese von mehr als einer Altersklasse aufgebaut wurden. Die Längenhäufigkeitsverteilungen der Muscheln wiesen im Juni 1990 ein Maximum bei 30mm (A) und 40mm (B) Länge auf (Abb. 8.4). Muscheln dieser Größe stammten vermutlich von dem 1987er Brutfall, der zu dieser Zeit den größten Teil des Miesmuschelbestandes im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer aufbaute (Ruth 1994). Zu Beginn der Untersuchungen 1990 hatten nur wenige Muscheln auf den Bänken die Endlänge von etwa 70mm erreicht, was auf hohe Mortalität in den Jahren vor der Untersuchung, vermutlich in den Eiswintern vor 1987, hinweist.

Während des Untersuchungszeitraums traten Veränderungen in der Struktur der Muschelbänke als Folge von drei Faktoren auf: (1) neuer Brutfall ergänzte den Be-

stand, (2) durch das Wachstum der Muscheln verschob sich die Längenhäufigkeitsverteilung nach rechts und (3) Prädation - vor allem durch Eiderenten - verursachte Mortalität in bestimmten Größenklassen.

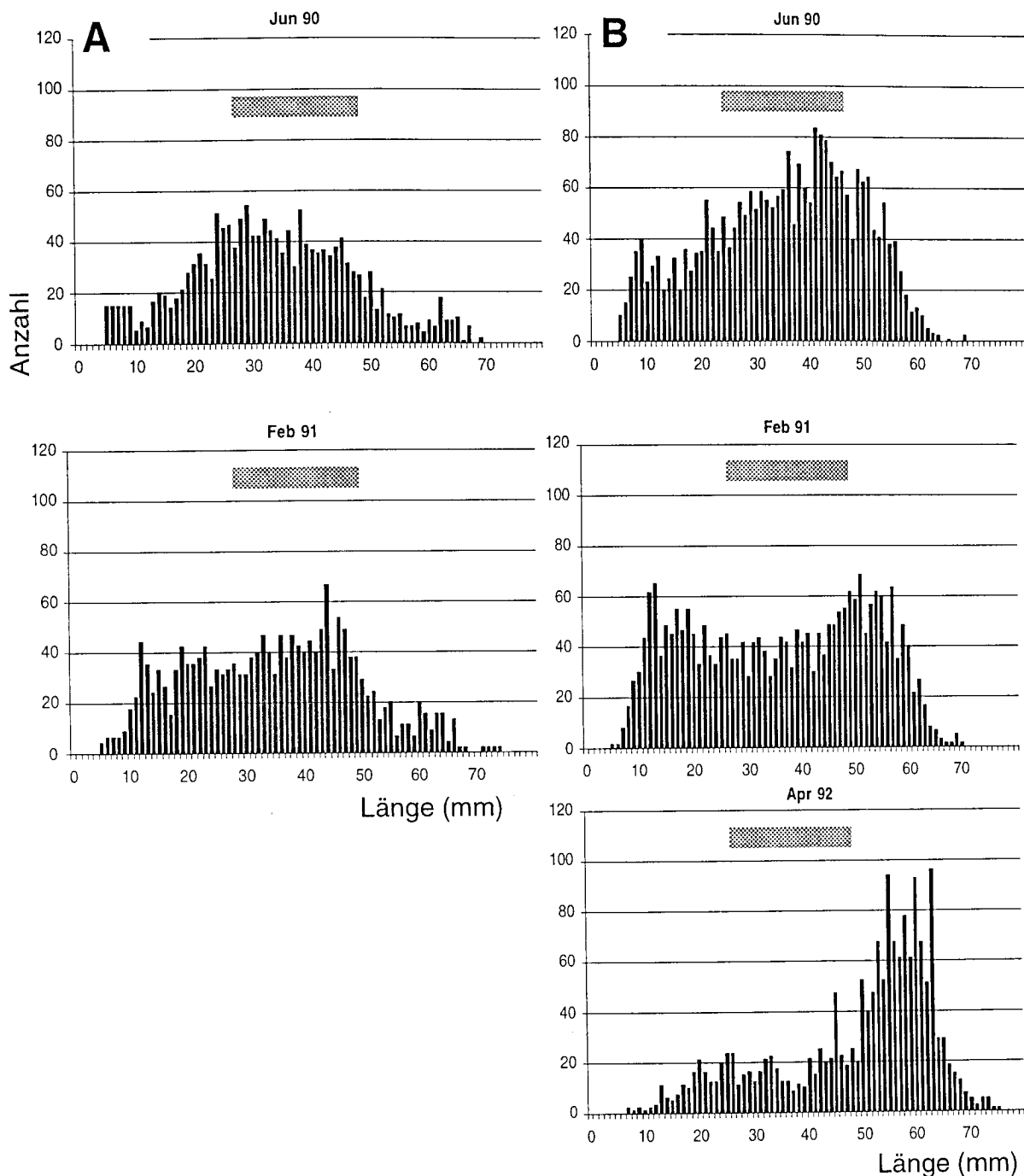


Abb. 8.4: Entwicklung der Längenhäufigkeitsverteilung zweier Miesmuschelbänke im Königshafen. Die Balken kennzeichnen den von den Eiderenten genutzten Größenbereich.

Fig. 8.4: Changes in the length-frequency distribution of mussels on beds A and B. The bars indicate the size-span selected by eiders.

Die Veränderungen in der Struktur unterschieden sich zwischen den beiden unter-

suchten Muschelbänken. Die Veränderungen auf Bank A von Juni 1990 bis Februar 1991, die von relativ wenig Eiderenten genutzt wurde, wurden durch einen leichten Anstieg kleiner Muscheln ($< 15\text{mm}$) und eine Verschiebung der Längenhäufigkeitsverteilung nach rechts durch das Wachstum der Muscheln gekennzeichnet. Die Häufigkeit der größeren Muscheln veränderte sich kaum. Auf Bank B, die intensiv von Eiderenten genutzt wurde, traten die gleichen Veränderungen hinsichtlich Brutfall und Wachstum der Muscheln auf. Im Gegensatz zu Bank A wurden hier jedoch die Größen zwischen 20 und 45mm weniger. Obwohl auf Bank B Brutfall festgestellt werden konnte, ging die Dichte der Muscheln hier leicht zurück (Tab. 8.2). Die Verluste an Muscheln betrafen vor allem den von Eiderenten genutzten Größenbereich.

Tab. 8.2: Entwicklung von Dichte, medianer Länge und Biomasse der Miesmuscheln auf Bank B. Das n gibt die Anzahl der Stechkastenproben an, die zu den jeweiligen Daten genommen wurden.

Tab. 8.2: Changes in densities, median sizes and biomass of mussels on bed B; n gives the number of samples taken

Datum	n	Dichte (Anzahl/m ²)	Mediane Länge (mm)	Biomasse (g AFTG/m ²)
Jun 90	21	2899 ± 1306	38	1389
Sep 90	24	2579 ± 1142	38	1400
Feb 91	12	2465 ± 1029	37	1403
Jul 91	16	2271 ± 691	37	1964
Okt 91	16	1959 ± 693	47	1690
Jan 92	16	2339 ± 1104	46	1805
Apr 92	16	1695 ± 887	53	1838

Die Dichte der Muscheln auf Bank B, wo die Veränderungen über einen längeren Zeitraum verfolgt werden konnten (Bank A wurde im Februar 1991 durch Eisgang beschädigt), nahmen bis zum Frühjahr 1992 weiter ab, obwohl auch im Sommer 1991 erneut Brutfall erfolgte. Ausgehend von einem Brutfall von etwa 250 Muscheln/m², bedeutet ein Rückgang von 2900 auf 1700 Muscheln/m², daß auf der Muschelbank etwa 50% Mortalität zwischen Juni 1990 und April 1992 zu verzeichnen war. Die Verluste beschränkten sich jedoch weitgehend auf die Größen unterhalb 55mm und im April 1992 wurde der Muschelbestand von großen alten Muscheln dominiert (Abb. 8.4, Tab. 8.2). Die Biomasse auf der Muschelbank folgte einer gegenläufigen Entwicklung. Sie stieg im ersten Jahr um etwa 50% an und blieb dann bei etwa 1,8 kg AFTG/m² konstant.

Ein bedeutender Anteil der Miesmuscheln auf Bank B ist im Untersuchungszeitraum aus dem durch Eiderenten verzehrbaren Größenbereich gewachsen und so der

möglichen Prädation entkommen. Zu Beginn der Untersuchung im Juni 1990 waren über 90% der Individuen und 80% der Biomasse in der Reichweite von Eiderenten (<55mm), im April 1992 dagegen nur noch 50% der Individuen und 27% der Biomasse. Der Rückgang der Muscheldichte und das Wachstum der Muscheln führten somit dazu, daß sich das erreichbare Nahrungsangebot für die Eiderenten im Untersuchungszeitraum um zwei Drittel verkleinerte. Eine erneute Probennahme im Februar 1993 zeigte, daß diese Situation fortbestand und die Muschelbank eine stabile Phase erreicht hat, in der etwas Brutfall den Bestand erneuert und der größte Teil der Biomasse von großen alten Miesmuscheln gebildet wird (Abb. 8.5).

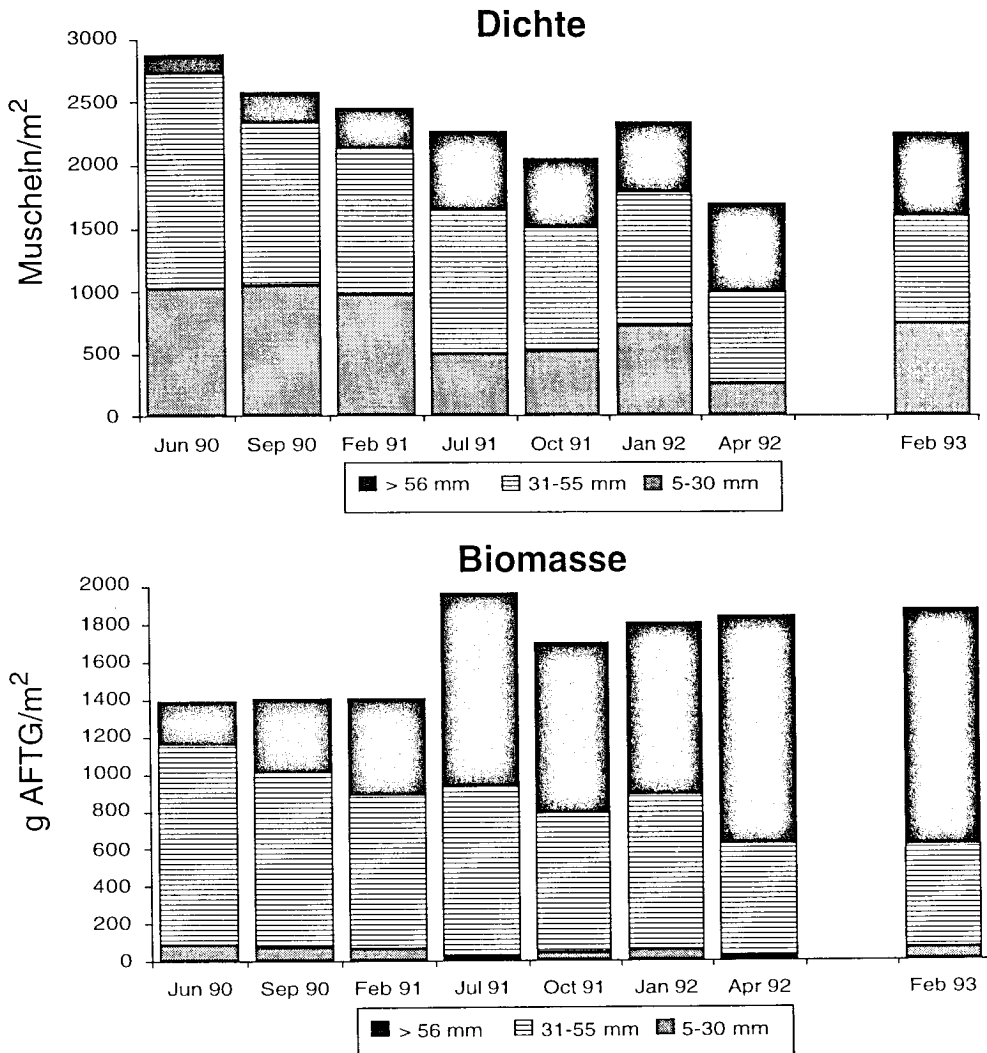


Abb. 8.5: Entwicklung der Größenverteilung von Dichte und Biomasse der Miesmuscheln auf Bank B.

Fig. 8.5: Changes in the allocation of abundance and biomass to mussel sizes on bed B.

8.1.3 Diskussion

Im Zuge des langjährigen Anstiegs der Ostseepopulation der Eiderente (Laursen 1989) sind Teile des Wattenmeeres erst in jüngster Zeit von Eiderenten aufgesucht

worden und in Bereichen, in denen Eiderenten in den sechziger Jahren noch selten waren, werden heute zehntausende angetroffen (s. Kap. 4). In den nördlichen und westlichen Bereichen des Wattenmeeres, wo Eiderenten bereits vor diesem Anstieg häufig waren, blieben die Bestände bislang stabil (Nehls et al. 1988, Swennen et al. 1989a). Dies weist auf die Möglichkeit hin, daß hier bereits eine Bestandsobergrenze erreicht war. Kenntnisse über die Beziehungen zwischen Nahrungsangebot und Eiderentenbeständen könnten hier Hinweise geben, in welcher Weise eine Bestandsbegrenzung erfolgt.

Die Populationsdynamik der Miesmuschel im Wattenmeer wird durch unregelmäßige Rekrutierung neuer Generationen und hohe Mortalität durch zerstörerische Ereignisse wie Eiswinter und starke Stürme geprägt (Dankers et al. 1989, Nehls & Thiel 1993). Nach einem Eiswinter, der die Muschelbestände im Wattenmeer reduziert hat, erfolgt zumeist ein starker Brutfall, der die Verluste ausgleicht. In der Zeit zwischen zwei zerstörerischen Ereignissen sind Muschelbänke der Prädation von Eiderenten und anderen Tieren ausgesetzt. Diese müssen ihr Verhalten und ihre Bestände einem sehr variablen Nahrungsangebot anpassen.

Auf den Muschelbänken des Königshafens wurden hinsichtlich Dichte und Biomasse gegenläufige Entwicklungen deutlich: die Dichte der Muscheln nahm ab, wogegen die Biomasse anfangs zunahm und dann auf einem hohen Niveau von 1,8kg AFTG/m² konstant blieb. Die Bevorzugung bestimmter Größen konzentrierte die Prädation durch Eiderenten auf ein Drittel der vorhandenen Muschelgrößen. Auf der intensiv genutzten Muschelbank B war ein Rückgang der bevorzugten Größen festzustellen. Ein Teil der Miesmuscheln, der groß genug war, um die Biomasse der Bank konstant zu halten, ist im Untersuchungszeitraum aus dem von Eiderenten gefährdeten Größenspektrum herausgewachsen. Die Verluste durch Eiderenten wurden durch Wachstum der verbliebenen Muscheln ausgeglichen und am Ende des Untersuchungszeitraums war der größte Teil der Biomasse auf der Muschelbank für Eiderenten nicht mehr erreichbar. Da Eiderenten den Teil der adulten Muscheln, der entscheidend für die Reproduktion der Muscheln ist, nicht beeinflussen, wird angenommen, daß Eiderenten kein wichtiger Faktor für die Populationsdynamik der Miesmuscheln im Königshafen sind.

Was sind die Gründe für die niedrige Prädationsrate? Eiderenten sind, wie andere Wasservögel auch, in der Lage, ihre Nahrungsgründe bis zur Erschöpfung auszunutzen. Im Ythan-Ästuar konsumieren Eiderenten im Mittel etwa 40% der jährlichen Produktion von Miesmuscheln (Milne & Dunnet 1972) und auf den bevorzugten Miesmuschelbänken reduzieren Eiderenten die Biomasse im Laufe eines Winters um bis zu 80% (Raffaelli et al. 1990). Hohe Prädationsraten wurden auch in Kanada festgestellt, wo bis zu 55% der Miesmuscheln in wichtigen Nahrungsgebieten der Eiderenten konsumiert wurden (Guillemette et al. 1993). Eiderenten sind häufig im Sylter Wattenmeer, und in den angrenzenden Gebieten des Königshafens mausern

und überwintern mehr als 20.000 Exemplare (Nehls et al. 1988, Nehls 1991, Kap. 8.3). Die Muschelbänke im Königshafen waren im Untersuchungszeitraum zudem als attraktives Nahrungsangebot einzustufen, da viele Miesmuschelbänke im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer durch Stürme im Frühjahr 1990 zerstört worden waren. Bereiche wie der Königshafen, die durch Inseln geschützt sind, wurden von den Stürmen jedoch nicht betroffen (Nehls & Thiel 1993). Viele Eiderenten konzentrierten sich in den Wintern 90/91 und 91/92 in diesen geschützten Gebieten (eigene Beobachtungen). Es stellt sich daher die Frage, warum nicht mehr Eiderenten in den Königshafen kamen.

In der Verhaltensökologie wird allgemein angenommen, daß Vögel die Bereiche ihrer Nahrungsgebiete aufsuchen, die ihnen die höchste Aufnahmerate der bevorzugten Nahrung bieten. Die Aufnahmerate ist eine Funktion der Qualität des jeweiligen Nahrungsgebietes, der Interaktionen zwischen den anwesenden Individuen und der individuellen Leistung eines Vogels (Kacelnik et al. 1992). Die Ergebnisse aus dem Königshafen weisen darauf hin, daß soziale Interaktionen die Dichte nahrungssuchender Eiderenten in den bevorzugten Bereichen begrenzen. Die Anteil nahrungssuchender Eiderenten auf Bank B wird durch eine negative Beziehung zum Gesamtbestand gekennzeichnet. Ähnliche Bestandsverläufe wurden bei Watvögeln festgestellt (Goss-Custard 1980). Sie kennzeichnen diese Bereiche als bevorzugte Nahrungsgebiete, in denen die Dichte relativ hoch ist. Die Schlußfolgerung basiert auf der einfachen Annahme, daß Vögel zuerst die besten Gebiete aufsuchen und sich erst, wenn die Dichte in diesen Gebieten ansteigt und die Aufnahmerate durch zunehmende Interaktionen sinkt, auf andere Bereiche verteilen. Eine häufige Beobachtung ist dabei, daß dominante Individuen die besten Bereiche okkupieren (z.B. Monaghan 1980, Ens & Goss-Custard 1984, Goss-Custard & Durell 1984). Bei nahrungssuchenden Eiderenten im Ythan-Ästuar nahm die Häufigkeit aggressiver Begegnungen mit der Dichte der Eiderenten zu, während die Aufnahmerate sank (Ashcroft 1976). Die hohe Zahl Eiderenten, die abseits der Miesmuschelbänke nach Herzmuscheln suchte, wenn die Bestände im Königshafen hoch waren, weist darauf hin, daß sie aus den bevorzugten Bereichen verdrängt wurden.

Die alternative Möglichkeit, daß die Eiderenten sich verstreuten, weil die Muschelbänke bereits ausgebeutet waren, kann verworfen werden, da die Anzahl Eiderenten dort nicht abnahm. Abnehmende Muscheldichten ließen angesichts geringen Brutfalls auf den Muschelbänken zudem längerfristige Auswirkungen erwarten. In beiden Jahren waren Herzmuscheln jedoch nur im Herbst von Bedeutung und im Lauf des Winters, wenn die Anzahl Eiderenten im Königshafen abnahm, konzentrierten sich die Eiderenten wieder auf der Bank B. Im April 1992 suchten hier 80% der 1000 anwesenden Eiderenten des Königshafens nach Nahrung. Da Miesmuscheln in dichten Lagen von über 10cm Stärke auf den Bänken liegen, ist eine sehr weitgehende Reduzierung möglich, bevor die Aufnahmerate muschelfressender Vögel zurückgeht. Die Qualität einer Muschelbank ist daher nicht proportional zur Dich-

te der Muscheln zu bemessen, da muschelfressende Vögel oberhalb einer bestimmten Dichte nur noch einen Teil des potentiellen Nahrungsangebotes wahrnehmen können. Dies erklärt, warum der Rückgang der bevorzugten Größenklassen auf Bank B keinen Einfluß auf die Nutzung der Bank durch Eiderenten erkennen ließ.

Der zweite Faktor, der die Auswirkung der Prädation von Eiderenten mildert, ist die hohe Produktion und Biomasse der Miesmuschelbänke im Königshafen. Biomassen von $1,8 \text{ kg AFTG/m}^2$ markieren die Höchstwerte, die von benthischen Lebensgemeinschaften erreicht werden (s. Asmus 1987). Die Biomasse der Miesmuschelbänke im Königshafen liegt damit weit über dem Durchschnitt des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres (Ruth 1994). Der Umstand, daß die Biomasse der untersuchten Miesmuschelbänke diesen Wert trotz relativ geringer Mortalität nicht überschritt, ist ein Hinweis auf dichteabhängiges Wachstum. Muschelbänke filtrieren ihre Nahrung (Plankton) aus der Wassersäule und die Nahrungsversorgung erfolgt durch horizontalen Transport mit den Strömungen. Bei hohen Dichten sind Miesmuscheln in der Lage, die über sie hinwegströmenden Wasserschichten effektiv auszubeuten (Asmus & Asmus 1991). Eine Begrenzung der Produktion der Lebensgemeinschaft erfolgt dann, wenn die Filtrationskapazität der Gemeinschaft die Zufuhr von Nahrung übersteigt. Unter guten Wachstumsbedingungen können Miesmuscheln in ein bis zwei Jahren eine Länge von 5 cm erreichen (Dankers et al. 1989), wogegen das Wachstum im Königshafen wesentlich langsamer verlief. Wenn die Produktion einer Lebensgemeinschaft dichteabhängig verläuft, können Verluste durch Prädation durch verbessertes Wachstum der verbliebenen Individuen ausgeglichen werden. Dies war im Königshafen offensichtlich der Fall.

In welchem Maße diese Verhältnisse auf andere Bereiche des Wattenmeeres übertragen werden können, hängt von der Struktur der Miesmuschelbänke und von Mechanismen ab, die die Dichte nahrungssuchender Eiderenten begrenzen. Die räumliche Verteilung einer Ressource, hier Miesmuscheln, beeinflusst die Ausbeutung durch Prädatoren. Eine geklumpfte Verteilung, wie im Fall der Muschelbänke, fördert die Ausbeutung, da die Aufnahmerate der Prädatoren erst bei einer weitgehenden Reduzierung der Ressource zurückgeht. Auf der anderen Seite fördert eine geklumpfte Verteilung jedoch Konkurrenz zwischen den Prädatoren (s. Milinski & Parker 1991). Eine verstreute Ressource kann daher oft von einer größeren Zahl von Prädatoren genutzt werden. Dies wurde bei Austernfischern auf Miesmuschelbänken im Wattenmeer festgestellt, deren Dichte - bezogen auf die Dichte der Muscheln - und Prädationsdruck am höchsten in Bereichen mit relativ niedriger Muscheldichte war (Zwarts & Drent 1980). Das bedeutet, daß der Prädationsdruck nicht immer in den bevorzugten Gebieten am höchsten ist. Die Miesmuschelbänke in den anderen Bereichen des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres erreichen meist nur deutlich niedrigere Biomassewerte von 500 g AFTG/m^2 (Ruth 1994). Wenn Eiderenten in diesen Bereichen die gleiche Dichte erreichen wie in Teilen des Königshafens, würde dies zu deutlich stärkeren Auswirkungen auf die Muschelbänke führen. Da die

Attraktivität einer Muschelbank für Eiderenten von einer Vielzahl Faktoren bestimmt wird, ist es denkbar, daß derartige Verhältnisse tatsächlich auftreten. Es ist daher wichtig zu verstehen, welche Faktoren die Verteilung von Eiderenten beeinflussen.

Die Dichte von Vögeln in Nahrungsgebieten unterschiedlicher Qualität hängt von dem Umfang aggressiven Verhaltens ab. Niedrige Aggression fördert die Konzentration in Schwärmen, hohe dagegen die Verteilung der Individuen (s. Sutherland & Parker 1985). Wenn die Verteilung nicht durch aggressives Verhalten beeinflusst wird, sollten sich alle Vögel eines bestimmten Gebietes in dem Bereich mit dem besten Nahrungsangebot konzentrieren und sich verstreuen, wenn die Ausbeutung die Qualität der unterschiedlichen Bereiche nivelliert. Wenn aggressives Verhalten die Dichte beeinflusst, sollte die Verbreitung der Vögel der unterschiedlichen Qualität der einzelnen Nahrungsgebiete folgen. Dieses Bild kann sich deutlich ändern, wenn sozialer Zusammenhalt die Schwarmbildung fördert oder verursacht. Schwarmbildung kann eine Folge sozialen Zusammenhalts sein, oder durch geklumpete Verteilung des Nahrungsangebots verursacht werden (Pulliam & Caraco 1984). Die Beobachtungen im Königshafen sprechen dafür, daß die Schwarmbildung bei Eiderenten durch die Verteilung des Nahrungsangebots mit wenigen Muschelbänken verursacht wird. Aggressive Begegnungen zwischen nahrungssuchenden Eiderenten sind auf den Muschelbänken häufig (eigene Beobachtungen) und es ist kein sozialer Zusammenhalt zwischen den Eiderenten erkenntlich. Die Beobachtungen an individuell markierten Eiderenten wiesen lediglich auf eine zeitliche Synchronisation der Nahrungssuche im Tidenzyklus hin. Die einzelnen Enten zeigten jedoch hinsichtlich des Verlaufs der Nahrungssuche und in der Wahl bestimmter Bereiche auf der Muschelbank ausgeprägte individuelle Verhaltensweisen, die sie unabhängig vom Verhalten der sie umgebenden Eiderenten verfolgten. Die Beobachtung, daß Eiderenten sich bei der Nahrungssuche weit verteilen, wenn sie Herzmuscheln aufnehmen (Nehls 1991), weist darauf hin, daß die Verteilung der Eiderenten der Verteilung des Nahrungsangebotes entspricht.

Die Ergebnisse aus dem Königshafen stehen damit im Gegensatz zu kanadischen Untersuchungen (Guillemette et al. 1993), die ein hohes Maß an Zusammenhalt und Synchronisation der Nahrungssuche feststellten. Ihre Ergebnisse wiesen auf eine hohe Bedeutung des Zusammenhalts für die Lokalisation geeigneter Nahrungsgebiete hin: In großen Schwärmen weist der aktive Teil auf den Ort einer Muschelbank hin, und Eiderenten, die nach einer Rast wieder zur Nahrungssuche gehen, orientieren sich an dieser Aktivität. Obwohl diese Verhalten gelegentlich auch im Königshafen (eigenen Beobachtungen) und anderen tidenbestimmten Gewässern (Campbell 1978) beobachtet wurde, ist es hier von untergeordneter Bedeutung, da die Nahrungssuche überwiegend bei Niedrigwasser stattfindet wenn die Muschelbänke sichtbar sind. Die Tiden bestimmen jedoch die Erreichbarkeit der Nahrungsgebiete und fördern so die Konkurrenz zwischen den Eiderenten. Wie im Königshafen fand Campbell (1978) in einem schottischen Ästuar, daß die Zahl der genutzten Muschel-

bänke mit der Zahl der Eiderenten anstieg, was im Fall der kanadischen Untersuchung (Guillemette et al. 1993) nicht auftrat.

Die Ergebnisse weisen somit auf zwei unterschiedliche Strategien bei der Ausnutzung von Muschelbänken durch Eiderenten hin: (1) Zusammenhalt und synchronisierte Nahrungssuche in Gebieten, in denen die Eiderenten überwiegend tauchend Nahrung suchen (Campbell 1978, Mudge & Allen 1980, Goudie & Ankney 1986, Ydenberg & Guillemette 1992, Guillemette et al. 1993), was zu einer Konzentration in den bevorzugten Bereichen führt und eine Ausbeutung dieser Bereiche fördert. (2) Verteilte Nahrungssuche in tidenbestimmten Gebieten (Campbell 1978, diese Untersuchung) als Folge aggressiven Verhaltens, wenn die Schwarmbildung keine Vorteile bringt, was zu einer gleichmäßigen Verteilung der Prädationsrate führen sollte.

Angesichts der relativ geringen Prädationsrate der Eiderenten im Verhältnis zur mittleren jährlichen Produktion der Miesmuscheln im Wattenmeer (10-20%, Nehls 1991) kann davon ausgegangen werden, daß die Prädation auch in den bevorzugten Bereichen nur selten zu einer Erschöpfung des Nahrungsangebots führt. Die saisonalen Unterschiede in der Verbreitung der Eiderente im Wattenmeer werden daher primär durch andere Faktoren verursacht.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung unterstreichen zugleich die Aussagen von Asmus (1987) und Dankers (1993), daß Miesmuschelbänke in geschützten Bereichen des Wattenmeeres zu stabilen Lebensgemeinschaften heranwachsen können, deren Fortbestand wesentlich durch den Einfluß klimatischer Faktoren bestimmt wird. Prädation übt auf diese "erwachsenen" (mature) Muschelbänke nur geringen Einfluß aus. Auf den Muschelbänken des Königshafens waren bis zu Dreiviertel der Biomasse außerhalb des akzeptierten Größenspektrums von Eiderenten und anderen Prädatoren. Dies führt zu der Situation, daß ein hohes potentiell Nahrungsangebot, das zudem leicht verfügbar erscheint, für Vögel und andere Prädatoren nicht erreichbar ist.

8.2 Fallstudie II: Beziehungen zwischen Eiderenten und Muschelfischerei

Vögel, die von Ressourcen leben, die auch für Menschen von Interesse sind, werden traditionell als unerwünschte Konkurrenten angesehen und - wenn sie häufig sind - zur Plage erklärt und verfolgt. Handelt es sich um natürliche Ressourcen, besteht in einer Konkurrenzsituation für beide Seiten die Gefahr, daß der jeweilige Bedarf nicht gedeckt werden kann. Die Ausbeutung natürlicher Ressourcen durch den Menschen ist oft effektiver und führt häufig zu einer Reduzierung derselben, wodurch Bestände von Vögeln beeinflußt werden. Für marine Lebensräume gibt es eine Fülle von Beispielen, wie die Fischerei die Nahrungsgrundlage und dadurch die Populationen von Seevögeln beeinflußt, während für den umgekehrten Effekt, daß Vögel die Fischerei beeinträchtigen, kaum Belege existieren (Furness & Monaghan 1987). Im Küstenbereich wird von Seiten der Muschelfischer oft angeführt, daß muschelfressende Vögel wie Austernfischer, Möwen und Eiderenten natürliche Muschelbestände und Muschelkulturen soweit ausbeuten, daß Verluste für die Fischerei auftreten (Drinnan & Cole 1957, Brüll 1963, Davidson 1967 a, b, Dunthorn 1971, Brown & O'Connor 1974, Lutz 1980, Galbraith 1987). Im Wattenmeer war es vor allem die Zunahme der Eiderente, die für Konflikte mit der Muschelfischerei sorgte.

Eiderenten sind die wichtigsten karnivoren Konsumenten unter den Vögeln im Ökosystem Wattenmeer. 30 bis 40% der Konsumtion durch Vögel entfällt auf die Eiderenten (Smit 1983, Nehls 1989 und 1991). Der gesamte Nahrungsbedarf der Eiderenten im Wattenmeer beträgt jährlich etwa 164.000 t, wovon etwa 60.000 t auf Miesmuscheln entfallen (Swennen et al. 1989a). Dies entspricht etwas mehr als der Hälfte der durchschnittlichen jährlichen Anlandungen der Muschelfischer im Wattenmeer (etwa 100.000 t, CWSS 1992). Eiderenten halten sich zeitweise in Schwärmen von mehreren tausend Exemplaren auf Muschelkulturen auf und können zeitweise einen erheblichen Teil ihres Nahrungsbedarfs von den Kulturflächen entnehmen.

Auf der anderen Seite greift die Muschelfischerei als intensivster Nutzer der lebenden Ressourcen des Wattenmeeres massiv in das Ökosystem ein und beeinflußt wesentlich das Nahrungsangebot für muschelfressende Vögel. Die Intensivierung der Muschelfischerei im Wattenmeer wird aus ökologischer Sicht zumeist kritisch betrachtet (Dankers 1993). Als Folge von Überfischung der Miesmuschelbestände kam es im Dänischen (Laursen & Frikke 1987) und Niederländischen (Swennen 1991) Wattenmeer zu starken Bestandseinbrüchen bei Eiderenten.

Der Eingriff der Fischerei in die Miesmuschelbestände des Wattenmeeres ist gut dokumentiert. Es bietet sich daher die Möglichkeit, anhand der Wechselwirkungen zwischen Fischerei und Eiderenten, einen Teil der Beziehungen zwischen Eiderenten- und Muschelbeständen darzustellen.

8.2.1 Miesmuschelbestände und Muschelfischerei

Natürliche Miesmuschelbänke

Die Verbreitung der Miesmuschelbänke im Wattenmeer wird wesentlich durch das unterschiedliche Sturmrisiko in den verschiedenen Bereichen bestimmt (Nehls & Thiel 1993). Mit einer Ausnahme befinden sich alle natürlichen Miesmuschelbänke und alle Kulturen des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres im Bereich der Nordfriesischen Inseln und Halligen, die Schutz vor Stürmen aus westlichen Richtungen bieten. Die Entwicklung des Miesmuschelbestandes im Untersuchungszeitraum war durch niedrige Bestände zu Beginn der Untersuchungen gekennzeichnet, die aus drei aufeinander folgenden Eiswintern seit 1985 resultierten (Abb. 8.6). Ein ungewöhnlich starker Brutfall im Sommer 1987 führte zu einem raschen Anstieg des eulitoralischen Muschelbestandes, der 1988 ein Maximum erreichte. In den Folgejahren führten Fischerei und natürliche Sterblichkeit zu abnehmenden Beständen. Starke

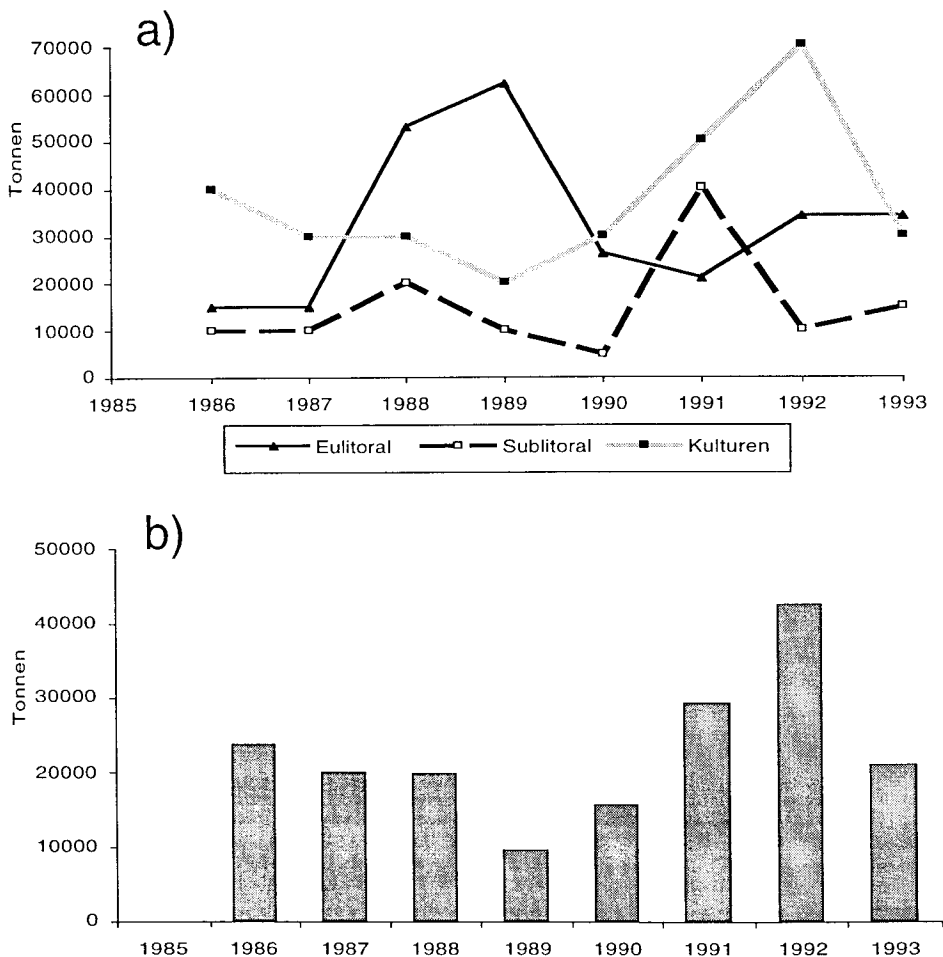


Abb. 8.6: Entwicklung der Muschelbestände (a) und der Anlandungen der Muschelfischerei (b) im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer 1986 - 92. Alle Angaben in Tonnen Naßgewicht. Die Angaben über die Bestände 1987 und 88 sind Schätzwerte. (nach Ruth 1994).

Fig. 8.6: Changes in the natural mussel stocks (a) and in the annual landings of the fisheries (b) in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. All data in tons wet weight. Data on mussel stocks in 1987 to 1988 are estimates. (from Ruth 1994).

Auswirkungen hatten vor allem die schweren Stürme im Spätwinter 1990, welche die Struktur der meisten exponierten Muschelbänke aufbrachen und die Muscheln verstreuten (Nehls & Thiel 1993). Im Zeitraum 1988-89 wurden an etwa 90 Standorten Miesmuschelbänke festgestellt, die eine Gesamtfläche von 2000 ha bedeckten. Weitere Bereiche waren mit Streusiedlungen verteilter Muschelklumpen versehen. Der eulitorale Bestand wurde für diesen Zeitraum auf etwa 35.000 t geschätzt. Bis 1991 und 1992 erfolgte ein Rückgang auf etwa ein Drittel dieser Menge. In dieser Zeit bildeten sich praktisch keine neuen Miesmuschelbänke. Die Entwicklung der eulitoralen Miesmuschelbänke entspricht somit weitgehend dem für das Wattenmeer typischen Schema, wonach die Neubildung von Muschelbänken meist nur nach starken Verlusten durch Eiswinter erfolgt und in Jahren mit hohen Muschelbeständen nur in bestehenden Bänken Rekrutierung erfolgt (Dankers 1993).

Muschelbänke im Sublitoral entstammen drei verschiedenen Quellen: (1) Brutfall und erfolgreiche Etablierung von Muschelbänken in Gebieten mit Hartsubstrat, (2) verdriftete Muscheln aus dem Eulitoral und (3) verdriftete Muscheln von Kulturflächen. Von 1986 bis 1990 folgten eulitorale und sublitorale Bestände einer ähnlichen Entwicklung. Ein ungewöhnlich starker Brutfall erfolgte im Sommer 1990 im Sublitoral nördlich von Amrum. Bis 1991 wuchs der Muschelbestand im Sublitoral auf etwa 40.000t an. Sublitorale Bänke sind allgemein sehr dynamisch und der Bestand im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer ist allgemein geringer als im Eulitoral. Kurzzeitig hohe Bestände wie 1991 sind jedoch vermutlich eine normale, wenn auch unregelmäßige Entwicklung (s. Ruth 1994).

Muschelkulturen

Die Muschelfischerei im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer erfolgt in erster Linie durch die Anlage von Bodenkulturen, die mit Saatmuscheln von natürlichen Bänken belegt werden. Direkte Anlandung marktfähiger Muscheln (d.h. ab 50mm Länge) von natürlichen Bänken ist selten. Die Kulturen befinden sich im flachen Sublitoral in Gebieten, die durch Inseln oder hohe Sände vor Stürmen geschützt sind (CWSS 1991, Seaman & Ruth im Druck, Ruth 1994). Die Fischerei nutzt dabei den Umstand, daß der Brutfall von Miesmuscheln meistens in Bereichen erfolgt, die durch suboptimale Wachstumsbedingungen (z.B. hohes Eulitoral) und relativ hohe Mortalität gekennzeichnet sind. Die Verfrachtung in geschützte, sublitorale Bereiche verbessert die Wachstumsbedingungen und erhöht die Überlebensrate der Muscheln. Mit der Anlage von Kulturbänken wurde in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts begonnen, bis 1965 bedeckten diese aber erst 350 ha. Heute sind 2800 ha als Kulturbelände deklariert, die jedoch nicht ständig mit Muscheln belegt sind.

Im Untersuchungszeitraum wurden in den Jahren nach den Eiswintern wenig Muscheln angelandet. Nach 1989 nahmen die Anlandungen deutlich zu und erreichten

1992 einen Spitzenwert von 40.000 t (Abb. 8.6). Von 1987 bis 1990 wurden die Kulturen überwiegend mit Saatmuscheln aus dem Eulitoral belegt. Im Sommer 1990 wurde mit der Saatzfischerei im Sublitoral nördlich von Amrum begonnen und in den folgenden zwei Jahren kam der weitaus größte Teil der Miesmuscheln der Kulturen aus diesem Gebiet. Erst 1993 wurde wieder auf eulitoralischen Muschelbänken gefischt. Im Laufe der Ernte von 1992 und 1993 nahm der Gesamtmuschelbestand deutlich ab (Abb. 8.6).

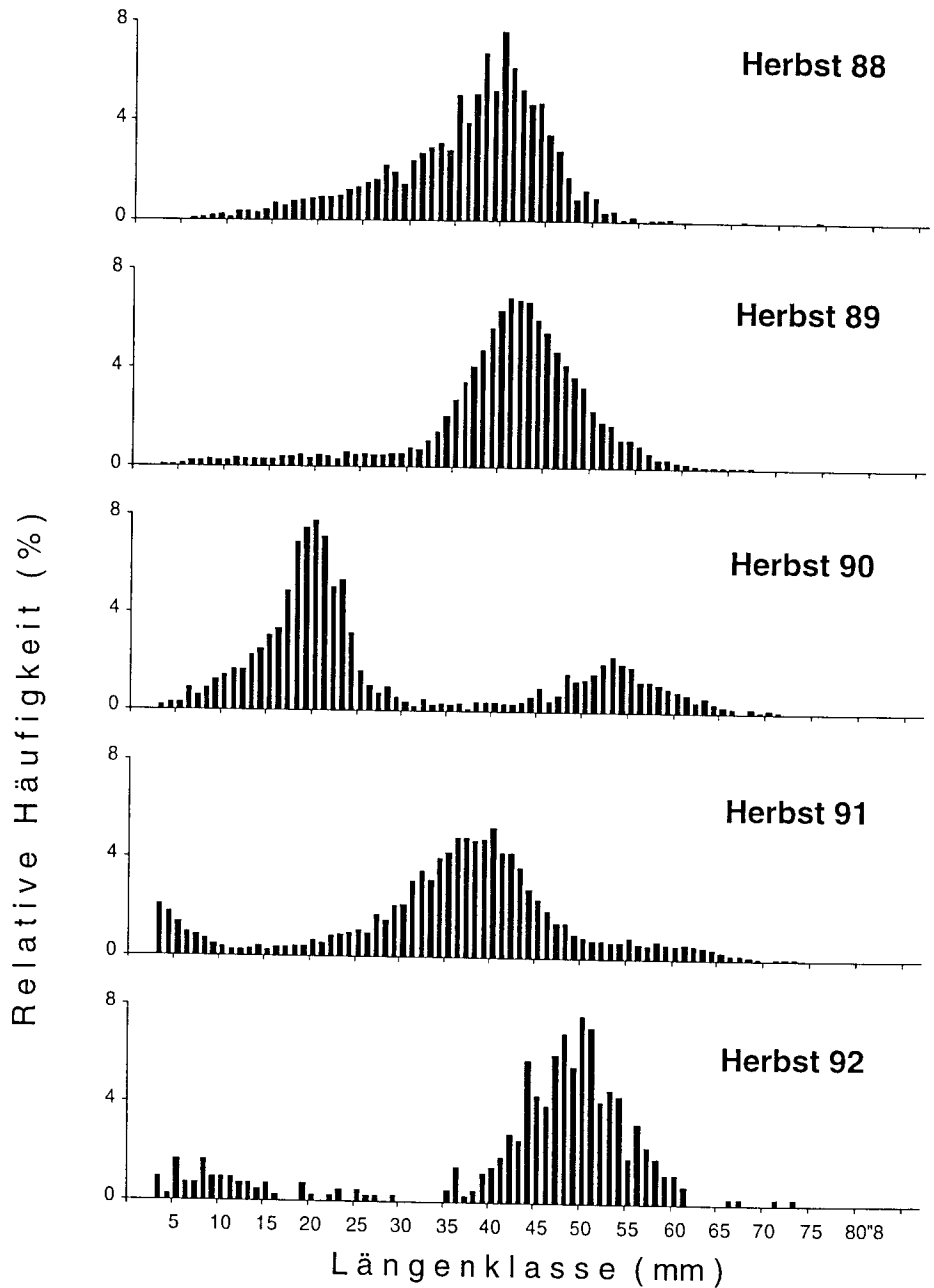


Abb. 8.7: Entwicklung der Größenstrukturen auf den Muschelkulturen im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer 1988-92 (nach Ruth 1994).

Fig. 8.7: Changes in the length-frequency distribution of mussels found on the cultures in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein 1988-92 (from Ruth 1994).

Die Größenverteilung der Muscheln auf den Kulturen spiegelte die beiden wichtigsten Kohorten wider, welche die Miesmuschelpopulation im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer nach 1986 dominierten (Abb. 8.7). Die 1987er Kohorte von eulitoralischen Bänken dominierte 1988 und 1989, danach überwog die 1990er Kohorte aus dem Sublitoral.

Die Fläche der Muschelkulturen und die jährlichen Anlandungen übertreffen die Fläche der natürlichen Bänke und deren mittleren Bestand. Dies wird vor allem dann deutlich, wenn der natürliche Bestand niedrig ist, wie nach den Eiswintern 1985 - 87, und war 1992 besonders ausgeprägt, als sich der größte Teil der Miesmuscheln im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer auf Kulturbänken befand. Trotz der hohen Entnahme von Miesmuscheln durch die Fischerei wird davon ausgegangen, daß der mittlere Muschelbestand durch die Anlage von Kulturen angestiegen ist (Dankers 1993).

8.2.2 Nutzung der Muschelkulturen durch Eiderenten

Allgemein wurde nur ein relativ geringer Teil der Eiderenten, im Mittel 23%, im Bereich von Muschelkulturen angetroffen. Auch diese Eiderenten ernährten sich jedoch nicht ausschließlich auf den Kulturen (Nehls 1991), so daß diese im Mittel nur etwa 10 bis 20% der Nahrung der Eiderenten im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer stellten. Der Anteil Eiderenten, der im Winter im Bereich von Muschelkulturen angetroffen wurde, schwankte zwischen 8% und 60% oder, in absoluten Zahlen ausgedrückt, zwischen 5000 und 36.000. Demgegenüber schwankte der Anteil des Mauserbestandes, der sich im Bereich von Muschelkulturen aufhielt, nur zwischen 12% und 17% (Abb. 8.8).

Der Anteil überwinternder Eiderenten, der im Bereich von Muschelkulturen angetroffen wurde, folgte eng dem Anteil an Miesmuscheln, der in den betreffenden Jahren auf den Kulturen lag (vgl. Abb. 8.7). In den Jahren 1991 und 1992, in denen sich besonders viele Eiderenten im Bereich der Kulturen aufhielten, war der Muschelbestand auf den Kulturen sehr hoch und der Muschelbestand auf natürlichen Bänken relativ niedrig.

Die Attraktivität von Muschelbänken für Eiderenten wird wesentlich durch die Größenstruktur der sich auf der Bank befindlichen Muscheln bestimmt. Je höher der Anteil der bevorzugten Muschelgrößen, desto attraktiver wird die Muschelbank für Eiderenten. Der Vergleich der Größenstruktur zweier Kulturen bei Amrum und ihre Nutzung durch Eiderenten unterstreicht die Bedeutung dieses Faktors. Kultur 51 war zunächst mit Miesmuscheln der 87er Kohorte belegt und wurde ab Ende 1990 mit Muscheln aus dem Brutfallgebiet nördlich Amrums belegt, die Ende 1991 die ideale Größe erreichten. Die Anzahl Eiderenten auf dieser Kultur stieg in diesem Zeitraum stark an. Im Gegensatz dazu wurde die nahegelegene Kultur 35, die mit großen Mu-

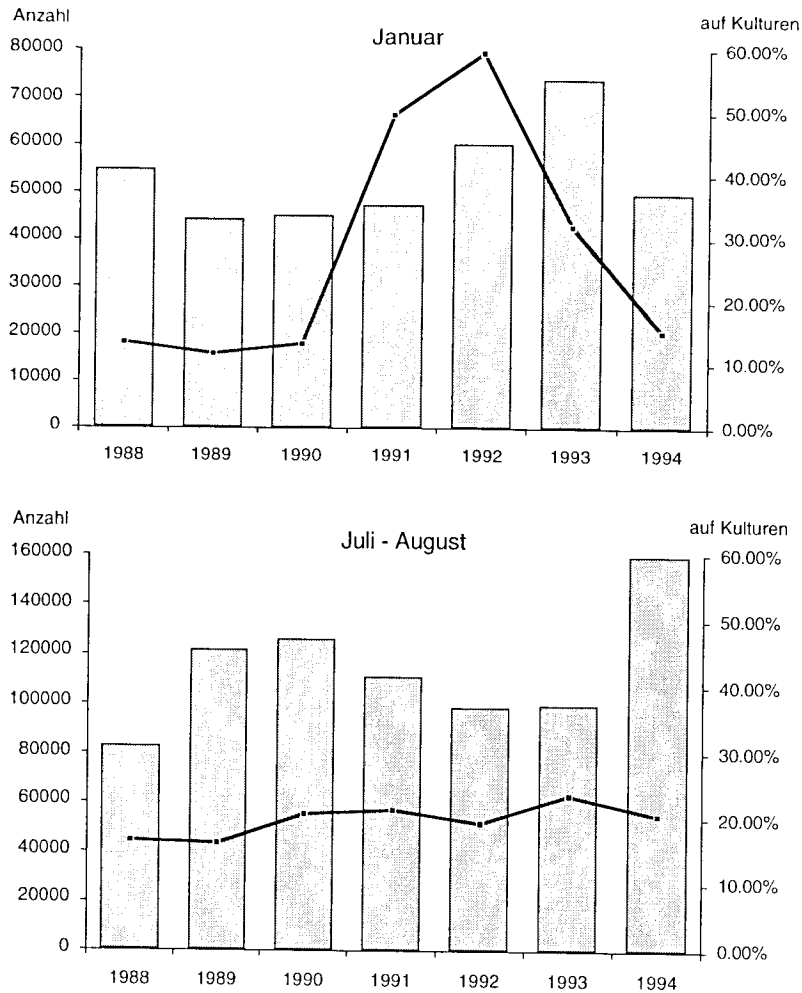


Abb. 8.8: Bestandsentwicklung der Eiderente im Nordfriesischen Wattenmeer 1988-94 (Säulen, linke y-Achse) und Anteil des Bestandes, der im Bereich von Muschelkulturen angetroffen wurde (Linien, rechte y-Achse). Für den Mauserbestand wurde die höchste Zählung aus Juli oder August jeden Jahres ausgewählt. Für den Winterbestand wird die Januarzählung angegeben.

Fig. 8.8: Changes in eider numbers in the Wadden Sea of Nordfriesland 1988-1994 (bars, left y-axis) and changes in the proportion found on mussel cultures (solid line, right y-axis). For moulting numbers the highest value of the counts of July and August from each year was used. Wintering numbers are given as numbers counted in January of each year.

scheln belegt war, kaum von Eiderenten genutzt (Abb. 8.9). Der hohe Anteil an Eiderenten, die in den Wintern 90/91 und 91/92 die Muschelkulturen nutzten, fiel dementsprechend in die Zeit, in der die Muscheln aus dem Sublitoral, mit denen die Kulturen belegt wurden, die ideale Größe für Eiderenten erreichten. Eine derartige Übereinstimmung trat jedoch nicht in allen Jahren auf. 1988 und 1989 waren die Kulturen mit ähnlichen Größen belegt wie 1991 und 1992, aber bedeutend weniger Eiderenten hielten sich im Bereich der Kulturen auf. 1988 und 1989 waren die natürlichen Miesmuschelbestände und auch der Herzmuschelbestand wesentlich höher als 1991 und 1992. Neben der Menge und der Größenstruktur der Miesmuscheln, die sich auf den Kulturflächen befinden, spielt offensichtlich deren Anteil am gesamten Muschelbestand im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer eine wichtige Rolle für

die Nutzung der Kulturen durch Eiderenten. Eine generelle Bevorzugung der Kulturen ist nicht zu erkennen.

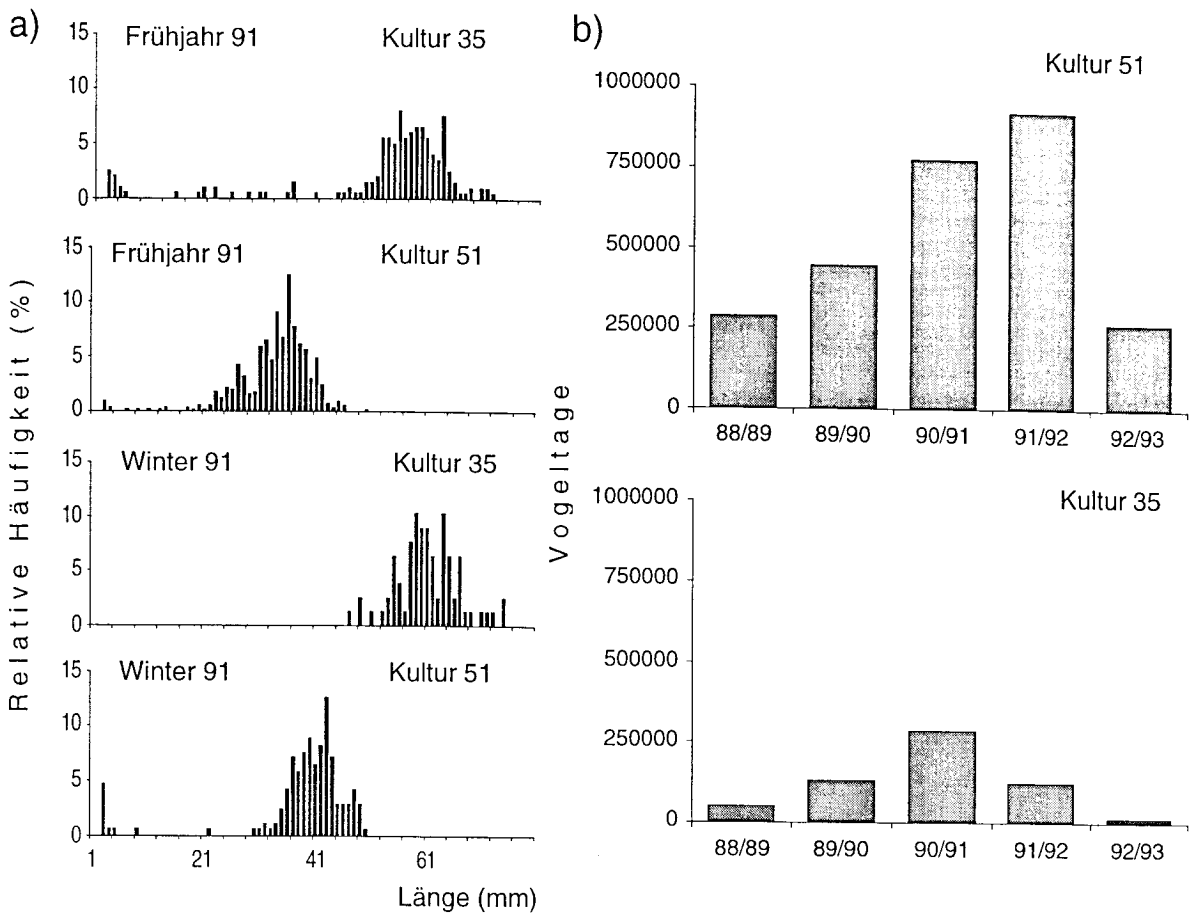


Abb. 8.9: a) Entwicklung der Größenstruktur auf zwei Muschelkulturen bei Amrum und b) Veränderung der Nutzung dieser Kulturen durch Eiderenten in Vogeltagen.

Fig. 8.9: a) Changes in the length-frequency distribution of mussels on two cultures near Amrum and b) changes in the utilization of these cultures by eiders expressed in bird-days.

Die Nutzung der Muschelkulturen durch Eiderenten wird weiterhin durch deren Lage in Bezug zu Mauser- und Überwinterungsgebieten der Eiderenten beeinflusst. Dies wird an den Ergebnissen der beiden am stärksten durch Eiderenten genutzten Kulturbereiche verdeutlicht. Auf Kulturflächen südlich der Insel Föhr, die sich in einem Mausergebiet der Eiderente befinden, erreichten Eiderenten in den Sommermonaten ihren Höchstbestand. Bereits im September fielen die Zahlen hier ab, und ab Oktober wurden nur noch niedrige Anzahlen angetroffen (Abb. 8.10), obwohl der Gesamtbestand im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer sein Maximum im Oktober erreicht. In der Entwicklung der Eiderentenzahlen in diesem Bereich seit 1988 ist kein klarer Trend erkenntlich (Abb. 8.11). Demgegenüber erreichten die Eiderentenbestände im Bereich der Kulturen südöstlich von Sylt die höchsten Werte im Oktober und den nachfolgenden Wintermonaten (Abb. 8.9). Die Entwicklung der Eiderentenbestände in diesem Bereich seit 1988 folgt dicht der Entwicklung des Gesamt-

bestandes (Abb. 8.11).

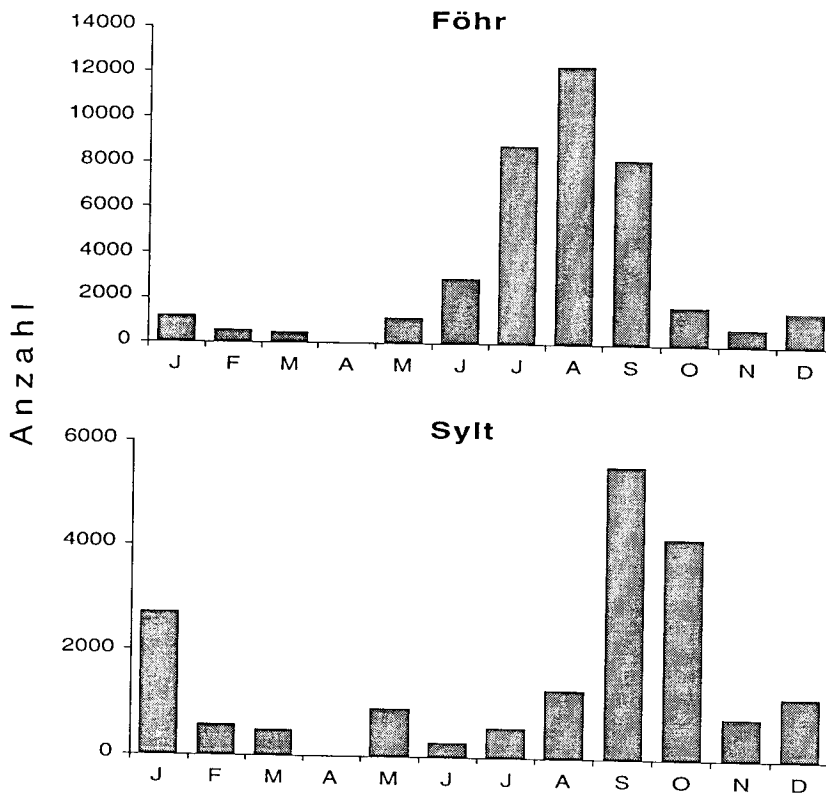


Abb. 8.10: Phänologie der Eiderente in zwei Bereichen mit Muschelkulturen bei Föhr und Sylt.

Fig. 8.10: Phenology of eider numbers using cultures near the islands of Föhr and Sylt.

Die Unterschiede zwischen beiden Kulturbereichen sind vor allem deshalb bemerkenswert, weil sie in gleicher Weise bewirtschaftet wurden. Beide Bereiche wurden 1990 mit Saatmuscheln aus dem Sublitoral belegt. Die Unterschiede in der Nutzung dieser Bereiche durch Eiderenten erklären sich also nicht durch Unterschiede im Nahrungsangebot.

Mit den in Abbildung 8.11 dargestellten Daten ist es möglich, den Einfluß von Eiderenten auf die Muschelkulturen zu quantifizieren. Ausgehend von einem täglichen Nahrungsbedarf von etwa 2,5 kg Muscheln errechnet sich für die Kulturen südöstlich von Sylt sich eine jährliche Konsumtion zwischen 1000 und 4700 t Muscheln pro Jahr. Für die Jahre 1990 bis 1993 addiert sich die Konsumtion auf insgesamt 12.000t Muscheln, die überwiegend von den Kulturen genommen wurden. Angaben der Muschelfischer zufolge wurden 14.000t Saatmuscheln aus dem Sublitoral auf die Kulturen ausgebracht. Dennoch wurden von diesen Kulturen insgesamt 38.000t Miesmuscheln geerntet, was dieses Gebiet als den ertragreichsten Kulturbereich im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer kennzeichnet.

Die auffällige Diskrepanz zwischen der Konsumtion der Eiderente und der Menge Saatmuscheln, die von den Muschelfischern auf die Kulturen gebracht wurden,

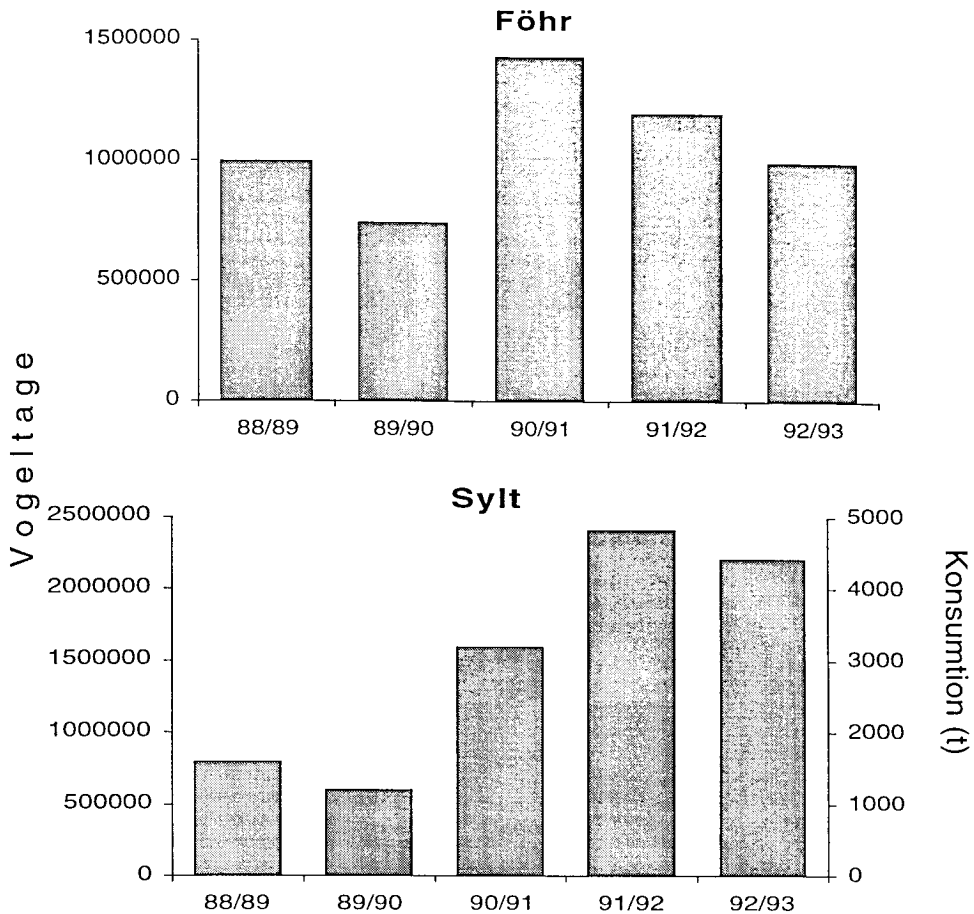


Abb. 8.11: Entwicklung der Eiderentenbestände seit 1988 in zwei Bereichen mit Muschelkulturen bei Föhr und Sylt. Die Angabe erfolgt in Vogeltagen für den Zeitraum 1. Mai bis 30 April.

Fig. 8.11: Changes in eider numbers, expressed as bird-days per year (1 May to 30 April), at mussel cultures near the islands of Föhr and Sylt.

weist darauf hin, daß die Verluste durch die Produktion der Muscheln ausgeglichen werden. Die jährliche Produktion von Miesmuscheln reicht vom 0,2 bis 3,4fachen der Biomasse, wobei das P/B Verhältnis (Produktion/Biomasse) von standortspezifischen Wachstumsbedingungen und dem Alter der Muscheln abhängt (Asmus 1987). Auf Kulturf lächen, die mit kleinen Saatmuscheln belegt sind und in günstigen Bereichen liegen, ist die jährlichen Produktion am höchsten (s. Ruth 1994). Nach Angaben der Muschelfischer kann der Ertrag in günstigen Fällen das Drei- bis Sechsfache der Menge der ausgebrachten Saatmuscheln erreichen. Ausgehend von einem P/B Verhältnis von 2, 14.000t ausgebrachter Saatmuscheln und einer jährlichen Konsumtion durch Eiderenten von 4000 t auf den Sylter Kulturen von 1990 bis 1993, errechnet sich eine Prädationsrate von nur 14% der jährlichen Produktion. Da dichteabhängiges Wachstum auf natürlichen Muschelbänken und Muschelkulturen verbreitet ist (Dankers 1993), ist es sehr wahrscheinlich, daß eine Prädationsrate in dieser Größenordnung vollständig durch verbesserte Wachstumsbedingungen der überlebenden Muscheln ausgeglichen wird. Eine vergleichbare Situa-

tion wurde auf natürlichen Miesmuschelbänken im Königshafen angetroffen, auf denen die Biomasse unabhängig von der abnehmenden Dichte der Muscheln konstant blieb (Kap. 8.1).

8.2.3 Diskussion

Die Muschelfischerei verändert das Nahrungsangebot für Eiderenten wesentlich, indem sie hohe Anteile des Miesmuschelbestandes auf den Kulturen konzentriert. Muschelkulturen können daher zeitweise eine bedeutende Nahrungsgrundlage für Eiderenten darstellen. Die Muschelfischerei kann das Nahrungsangebot für Eiderenten sowohl positiv wie negativ verändern. Mit der Anlage von Muschelkulturen kann sie ein zusätzliches Nahrungsangebot liefern, wenn sie Muscheln, die vorher für Eiderenten nicht verfügbar waren, in erreichbare Gebiete bringt. Dies war offensichtlich 1990 bis 1992 der Fall, als die Kulturen mit Muscheln aus dem Sublitoral vor Amrum belegt wurden. Während das Brutfallgebiet selbst nur von maximal 7000 Eiderenten genutzt wurde, hielten sich auf den Kulturen, auf die diese Muscheln gebracht wurden, mehrere zehntausend Eiderenten auf.

Der Befund, daß die Prädation durch Eiderenten nur geringen Einfluß auf den Ertrag von den Muschelkulturen bei Sylt hatte, steht im Einklang mit der generell relativ niedrigen Prädationsrate der Eiderenten, die etwa 10 bis 20% der jährlichen Produktion ihrer Nahrungsarten ausmacht (Swennen 1976, Smit 1983, Nehls 1989 und 1991). Ein höherer Einfluß der Prädation durch Eiderenten auf Miesmuschelbänke wurde bislang nicht beobachtet. Dichteabhängige, soziale Interaktionen der Eiderenten verhindern eine Konzentration über ein bestimmtes Maß hinaus und mindern so den lokalen Prädationsdruck (Kap. 8.1). Die jährlichen Zählungen deuten zudem an, daß der Winterbestand der Eiderente in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot schwankt (Kap. 8.3), so daß niedrige Muschelbestände im allgemeinen nicht mit besonders hohen Eiderentenzahlen zusammenfallen. Dennoch ist in Jahren mit niedrigen Muschelbeständen eine verstärkte Konkurrenz zwischen Eiderenten und Muschelfischerei zu erwarten.

Wenn die Kulturen mit Saatmuscheln aus wichtigen Nahrungsgebieten der Eiderente belegt werden, tritt eine grundsätzlich andere Situation auf. Die Belegung der Kulturen ist dann direkt mit der Verringerung des Nahrungsangebots an anderen Stellen im Wattenmeer verbunden. Die jährlichen Anlandungen der Muschelfischerei können zu einem beträchtlichen Rückgang der Muschelbestände und damit zu einer Verringerung des Nahrungsangebots für Eiderenten führen. In Jahren wie 1992, in denen ein Großteil des Muschelbestandes auf den Kulturen konzentriert ist, führt die Anlandung der Muscheln, die im Winterhalbjahr erfolgen, zu einer Verringerung des Nahrungsangebots der Eiderente in einer Zeit, in der der Nahrungsbedarf der Eiderenten am höchsten ist. Obwohl die Muschelfischerei wahrscheinlich zu einer Er-

höhung des mittleren Muschelbestandes führt (Dankers 1993) ist daher nicht klar, ob dies zu einem vorhersagbar höheren Nahrungsangebot für Eiderenten führt. Dies wäre jedoch Voraussetzung, wenn Eiderenten davon langfristig Nutzen haben sollten. Für freilebende Tiere ist die Verfügbarkeit ausreichender Nahrungsgrundlagen in allen Phasen des Jahreszyklus' essentiell. Die Größe von Populationen kann daher durch saisonal oder nicht alljährlich auftretende Engpässe im Nahrungsangebot limitiert werden, auch wenn in der übrigen Zeit Nahrung im Überfluß vorhanden ist. Eine Zunahme des Nahrungsangebots ist daher nur dann von langfristigem Nutzen, wenn dessen niedrigster Wert angehoben wird. Die jährlichen Fluktuationen der Miesmuschelbestände im Wattenmeer werden durch die Muschelfischerei auf der einen Seite gemildert, da die Muscheln auf den Kulturen weniger anfällig gegen Stürme oder Eisgang als auf vielen natürlichen Muschelbänken sind. Auf der anderen Seite ist die Muschelfischerei Ursache für neue Fluktuationen, da sie für eine erhebliche Konzentration der Muscheln auf den Kulturen sorgt, die dann in relativ kurzer Zeit geräumt werden. Jede Verminderung des Muschelbestandes im Winter kann dabei nur im folgenden Sommer durch Brutfall oder Wachstum ausgeglichen werden. Die Entwicklung der Mauserbestände der Eiderente im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer läßt keinen Zusammenhang mit der Nutzung der Muschelkulturen erkennen. Die Nutzung der Muschelkulturen durch Eiderenten ist konstant niedrig und die langfristige Zunahme der Eiderentenbestände erfolgte überwiegend in Gebieten, in denen es keine Muschelkulturen gibt (vgl. Nehls 1991, Kap. 4).

Die Auflösung von Muschelkulturen in Mausergebieten von Eiderenten ließ bislang keinen klaren Einfluß auf die Bestände in diesen Bereichen erkennen. In zwei Fällen kam es im ersten Jahr nach der Aufgabe der Kulturen zu niedrigeren Beständen als im Vorjahr, im zweiten Jahr stiegen die Bestände dann aber wieder an (Abb. 8.12). Für den Winterbestand ist die Situation, obwohl zeitweise ein hoher Anteil Eiderenten die Kulturen nutzt, nicht klar. Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß der Bestand zumindest in zwei Jahren (1991 und 1992) durch das Nahrungsangebot auf den Kulturen beeinflusst wurde. In Bereichen ohne Muschelkulturen nahm der Bestand in diesen Jahren deutlich ab, während er in Bereichen mit Muschelkulturen konstant blieb oder zunahm (Kap. 8.3). Für die langfristige Entwicklung der Winterbestände ist derzeit kein Trend erkenntlich. Die Winterbestände lagen im Untersuchungszeitraum im Mittel etwa 50% höher als in den 70er Jahren. Es ist jedoch nicht sicher, ob dies ein langfristiger Trend ist, da die Untersuchungen in eine Periode milder Winter fielen und die hohen Bestände in Schleswig-Holstein auch durch schlechte Nahrungsbedingungen in anderen Teilen vom Wattenmeer beeinflusst waren (Kap. 8.3). Der Winterbestand im gesamten Wattenmeer hat seit den siebziger Jahren vermutlich nicht zugenommen (Kap. 4).

Ein negativer Einfluß der Muschelfischerei ist dann zu erwarten, wenn sie die Bestände der Miesmuschel unter das Maß natürlicher Fluktuationen drückt. Beispiele aus den Niederlanden (Swennen 1991, Beukema 1993, Dankers 1993) und Däne-

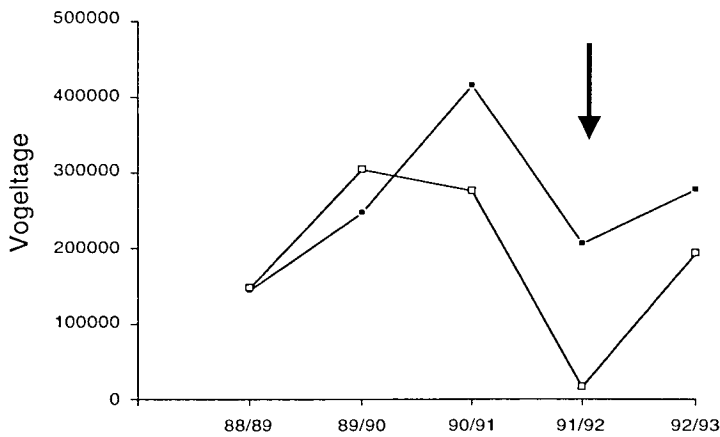


Abb. 8.12: Entwicklung des Eiderenbestandes im Bereich von 2 Kulturbezirken bei Gröde (schwarz) und Föhr (weiß), die 1991 aufgegeben wurden.

Fig. 8.12: Changes in eider numbers for two areas where mussel cultures were closed in 1991.

mark (Laursen & Frikke 1987) zeigen, daß die Fischerei dazu in der Lage ist. In einer Situation, wie sie 1992 angetroffen wurde, in der sich der größte Teil des Miesmuschelbestandes auf den Kulturen befand und sich über 50% der Eiderenten dort konzentrierten, ist ein Einfluß auf die Eiderentenbestände zu erwarten, wenn die Kulturen abgeerntet werden. Bei Miesmuscheln erfolgt eine erfolgreiche Rekrutierung nur unregelmäßig und ist teilweise von bestehenden Muschelbänken abhängig (McGrorty et al. 1990), so daß die Bestände nicht jährlich erneuert werden. Die Auswirkungen starker Fischereieinflüsse können daher mehrere Jahre anhalten.

Die Beziehungen zwischen Eiderenten und Muschelfischerei geben wichtige Einblicke in die Wechselwirkungen zwischen Eiderentenbeständen und ihrem Nahrungsangebot. Veränderungen im Nahrungsangebot, also in Größe und Struktur der Muschelbestände, führen zu deutlichen Reaktionen der Eiderenten, die in guter Übereinstimmung mit den in den vorgehenden Kapiteln beschriebenen Ansprüchen an das Nahrungsangebot stehen. Die höchste Anzahl Eiderenten nutzte die Kulturen, als diese mit Muscheln in der bevorzugten Größe bestückt waren und als sich der höchste Anteil des Nahrungsangebotes auf den Kulturen befand. Die große Zahl Eiderenten, die 1991 und 1992 die Kulturen nutzten, wird zugleich dadurch begünstigt, daß die Kulturen in dieser Zeit mit Muscheln aus dem Sublitoral belegt waren, die besonders dünnchalig sind (Ruth 1994).

Die Veränderungen in der Nutzung der Muschelkulturen unterscheiden sich zwischen mausernden und überwinternden Eiderenten. Während überwinternde Eiderenten in jahresweise sehr unterschiedlicher Anzahl auf den Kulturen anzutreffen waren, veränderte sich der Anteil mausernder Eiderenten auf den Kulturen kaum. Zugleich wird die Nutzung einzelner Muschelkulturen durch die Lage in Bezug zu Mauser- oder Überwinterungsgebieten beeinflusst. Die Meidung bestimmter Bereiche des Wattenmeeres während der Mauser läßt sich mit Störungen durch Schiffsverkehr er-

klären (Thiel et al. 1991, Ketzenberg 1993, Nehls 1994). Unklar ist jedoch, warum bestimmte Bereiche nach der Mauser verlassen und im Winter nicht genutzt werden. Die unterschiedliche Nutzung von Muschelkulturen, die in gleicher Weise bewirtschaftet wurden (Abb. 8.9 und 7.10), deutet an, daß die Wahl der Nahrungsgebiete durch weitere Faktoren überlagert wird, und, daß mausernde und überwinterrnde Eiderenten nicht die gleichen Ansprüche an das Nahrungsangebot haben.

8.3 Fallstudie III: Unterschiedliche Reaktionen mausernder und überwinternder Eiderenten auf Fluktuationen des Nahrungsangebotes

Ihre hohe Mobilität erlaubt Vögeln, im Jahresverlauf unterschiedliche Gebiete zu nutzen, die tausende von Kilometern auseinander liegen können. Neben getrennten Brut- und Überwinterungsgebieten, die bei vielen Vögeln arktischer und temperierter Klimazonen gegeben ist, suchen manche Arten spezielle Mausergebiete auf. Dies ist am stärksten bei Wasservögeln ausgeprägt, die ihr Großgefieder simultan vermausern und dann für einige Wochen flugunfähig sind (Salomonsen 1968, Jehl 1990). Vögel haben unterschiedliche Ansprüche an die verschiedenen Gebiete, die in den einzelnen Phasen des Jahreszyklus genutzt werden. Während der Mauser tritt bei den flugunfähigen Vögeln oft ein erhöhtes Sicherheitsbedürfnis in den Vordergrund, was sich in stark erhöhten Fluchtdistanzen und der Wahl ungestörter Gebiete ausdrückt (z.B. Nehls et al. 1992). In anderen Zeiten, z.B. bei der Anlagerung von Fettreserven für den Zug oder die Reproduktion, treten die Ansprüche an das Nahrungsangebot in den Vordergrund.

Die Mauser- und Überwinterungsgebiete im Wattenmeer sind räumlich oft klar voneinander getrennt (Swennen 1976, Nehls 1989 und 1991). Dies weist auf unterschiedliche Habitatansprüche mausernder und überwinternder Eiderenten hin. Die saisonalen Unterschiede in der räumlichen Verteilung sind teilweise durch Störungen durch Schiffsverkehr bedingt (Thiel et al. 1992, Ketzenberg 1993, Nehls 1994). Dies kann die Meidung bestimmter Gebiete während der Mauser gut erklären, nicht aber die Winterverteilung und saisonale Bestandsschwankungen. Die unterschiedliche Nutzung der Muschelkulturen (Kap. 8.2) deutet an, daß mausernde und überwinternde Eiderenten in unterschiedlicher Weise auf Fluktuationen des Nahrungsangebotes reagieren. Es soll daher geprüft werden, in welchem Maße unterschiedliche Ansprüche an das Nahrungsangebot auf der einen Seite, und Fluktuationen des Nahrungsangebotes auf der anderen Seite, die Eiderentenbestände im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer beeinflussen.

In diesem Abschnitt soll anhand der Entwicklung der Eiderentenbestände und ihrer räumlichen Verteilung im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer die Reaktionen auf Veränderungen im Nahrungsangebot dargestellt werden. Die Aussagen stützen sich im wesentlichen auf ein laufendes Erfassungsprogramm, in dessen Rahmen seit Ende 1986 regelmäßige Bestandserfassungen im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer durchgeführt werden.

8.3.1 Bestandsverlauf

Das Vorkommen im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer wird durch hohe Mauserbestände im Sommer und relativ niedrige Winterbestände gekennzeichnet. Im Mittel hält sich der größte Teil des Bestandes im Nordfriesischen Wattenmeer auf

(Abb. 4.1). Die niedrigsten Bestände wurden während der Brutzeit (April-Juni) ermittelt. Neben den etwa 1000 Brutpaaren (Kempff et al. 1989, Berndt et al. 1993) hielten sich zwischen 10.000 und 20.000 Nichtbrüter, meist noch nicht geschlechtsreife Exemplare der Ostseepopulation, im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer auf. Im Juni kam es zu starken Zunahmen und zum Ende des Monats erreichte der Bestand in manchen Jahren mehr als 100.000 Exemplare. Der Haupteinflug schien in sehr kurzer Zeit zu erfolgen. Die Zählungen in der letzten Juni-Dekade ergaben Bestände zwischen 15.000 und 110.000 Exemplaren. Der Mauserbestand im Juli und August lag im Mittel bei 130.000 Exemplaren, wobei der Bestand bis Ende August weiterhin leicht anstieg. Die Hauptmauserzeit der Erpel, die etwa 80% des Mauserbestandes bilden (Nehls 1991) reicht vom 10. Juli bis zum 20. August (Joensen 1973). Während dieser Zeit sind die Erpel für etwa 4 Wochen flugunfähig.

Der leichte Anstieg des gesamten Mauserbestandes von Juli auf August deutet auf einen andauernden Zustrom von Eiderenten aus der Ostsee während der Mauserzeit hin. Vermutlich erklärt die unterschiedliche Lage der sich von Dänemark bis in die Bottnischen und Finnischen Meerbusen erstreckenden Brutgebiete, die zeitlich gestreckte Ankunft der Eiderenten an den verschiedenen Mauserplätzen. Die Zunahme während der Mauserzeit an einigen Plätzen kann aber auch eine Folge der Verdrängung der Eiderenten durch Störungen aus anderen Gebieten sein. So wanderten die meisten Eiderenten aus dem Königshafen im Laufe des Augusts ab, wenn die Störungen durch Surfer zu stark wurden (Ketzenberg 1993). Die meisten Eiderenten verlassen die Mauserplätze bald nachdem sie wieder fliegen können. Größere Mauseransammlungen von Weibchen wurden nicht gefunden, jedoch traten vor allem im Sylter Wattenmeer mehrfach relativ hohe Anteile von Weibchen auf. Vermutlich mausert der größte Teil der Weibchen in der Nähe der Brutgebiete.

Zählungen in der ersten September-Hälfte erbrachten stets niedrigere Zahlen als im August, was darauf hindeutet, daß ein Teil der Eiderenten das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer sofort nach Abschluß der Mauser verläßt. Der eigentliche Herbstzug, mit dem Eiderenten, die in der Nähe der Brutgebiete oder in der dänischen Ostsee gemausert haben, ins Wattenmeer gelangen, setzt in der zweiten Hälfte des Septembers ein. Im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer wurden die Jahreshöchstwerte im Zeitraum Ende September bis Ende Oktober erreicht, so 1990 mit 215.000 Exemplaren am 26. September, oder 1993 mit 191.000 Exemplaren am 25. Oktober. Ab November setzt ein deutlicher Rückgang der Bestände ein, der sich den Winter über fortsetzt. Ein Teil der Eiderenten verläßt im Herbst das Wattenmeer und zieht zurück in die Ostsee, ein anderer Teil zieht aus dem Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer in die Wattengebiete der Niederlande und Dänemarks, wo zur Wintermitte die höchsten Bestände erreicht werden.

Den Winterbestand im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer kennzeichnen ausgeprägte jährliche Schwankungen. Die Extremwerte lagen bei 20.000 Eiderenten am

10. Januar 1987 und 150.000 Eiderenten am 1. Februar 1994. In allen Jahren erfolgte von November bis März eine kontinuierliche Abnahme der Bestände. Der beginnenden Heimzug in die Ostsee, der sich im Niederländischen Wattenmeer ab Ende Januar bemerkbar macht (Camphuysen & van Dijk 1983), führte nicht regelmäßigen zu höheren Beständen. Lediglich im Dithmarscher Wattenmeer stiegen in einigen Jahren die Bestände im März an. Im Mittel lagen die Bestände im März aber auch hier nicht höher als im Januar. Der Abzug aus dem Wattenmeer erstreckt sich bis in April hinein. Ein großer Teil der Eiderenten zieht nicht direkt in die Brutgebiete, sondern sammelt sich zunächst in der dänischen Ostsee (Noer 1991). Die Frühjahrsbestände im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer wurden durch die unterschiedlichen Anzahlen überwinterner Eiderenten und jährweisen Unterschieden im Zugverlauf beeinflusst. Die Extremwerte für den März liegen bei 8000 Exemplaren am 22. März 1991 und 131.000 Exemplaren am 21. März 1994.

7.3.2 Raumnutzung

Eiderenten nutzen alle Bereiche des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres, mit Ausnahme der Elbemündung. Die Mausergebiete wurden in jedem Jahr von den Eiderenten in ähnlichen Zahlen genutzt (s.u.). Im Dithmarscher Wattenmeer sind vor allem die äußeren Bereiche bei Trischen und Tertius, das Wesselburener Loch und - wenn auch nicht alljährlich - die Meldorfer Bucht bedeutende Mausergebiete, in denen im Juli und August mehr als 5.000 Eiderenten angetroffen wurden. In Nordfriesland sind dies der Heversteert westlich Südfalls, der Bereich der Außensände, der Strand im Bereich Gröde und Habel, die Norderaue südlich der Fahrinne Wyk-Dagebüll, der Steenack südlich des Hindenburgdammes und der Buttersand nördlich des Hindenburgdammes (Abb. 8.13a). Die wichtigsten Mausergebiete sind die Außensände mit bis zu 30.000 und der Steenack mit bis zu 58.000 Eiderenten.

Der größte Teil der Mausergebiete wurde im Winter nicht von Eiderenten genutzt. Im Bereich der Außensände und im Bereich des Steenacks hielten sich im Winter im allgemeinen nur wenige hundert Eiderenten auf. In einigen Bereichen, insbesondere Trischen-Tertius und Buttersand wurden jedoch auch regelmäßig im Winter größere Eiderentenschwärme angetroffen (Abb. 8.13b). Die Herbst- und Winterverbreitung der Eiderente erstreckt sich mehr oder weniger gleichmäßig über das gesamte Schleswig-Holsteinische Wattenmeer. Die Kennzeichnung aller Gebiete in denen seit 1987 zeitweilig mehr als 5000 Eiderenten angetroffen wurden, läßt nur wenige Bereiche erkennen, in denen in den Wintermonaten wenig oder keine Eiderenten vorkommen. Die räumliche Verteilung der Winterbestände ändert sich von Jahr zu Jahr. Einige der dargestellten Gebiete wurden nur in ein oder zwei Jahren von größeren Anzahlen Eiderenten aufgesucht. Eine flächendeckende Verbreitung wurde nur während des Herbstzuges festgestellt, bevor sich die Eiderenten in bestimmten Bereichen konzentrierten.

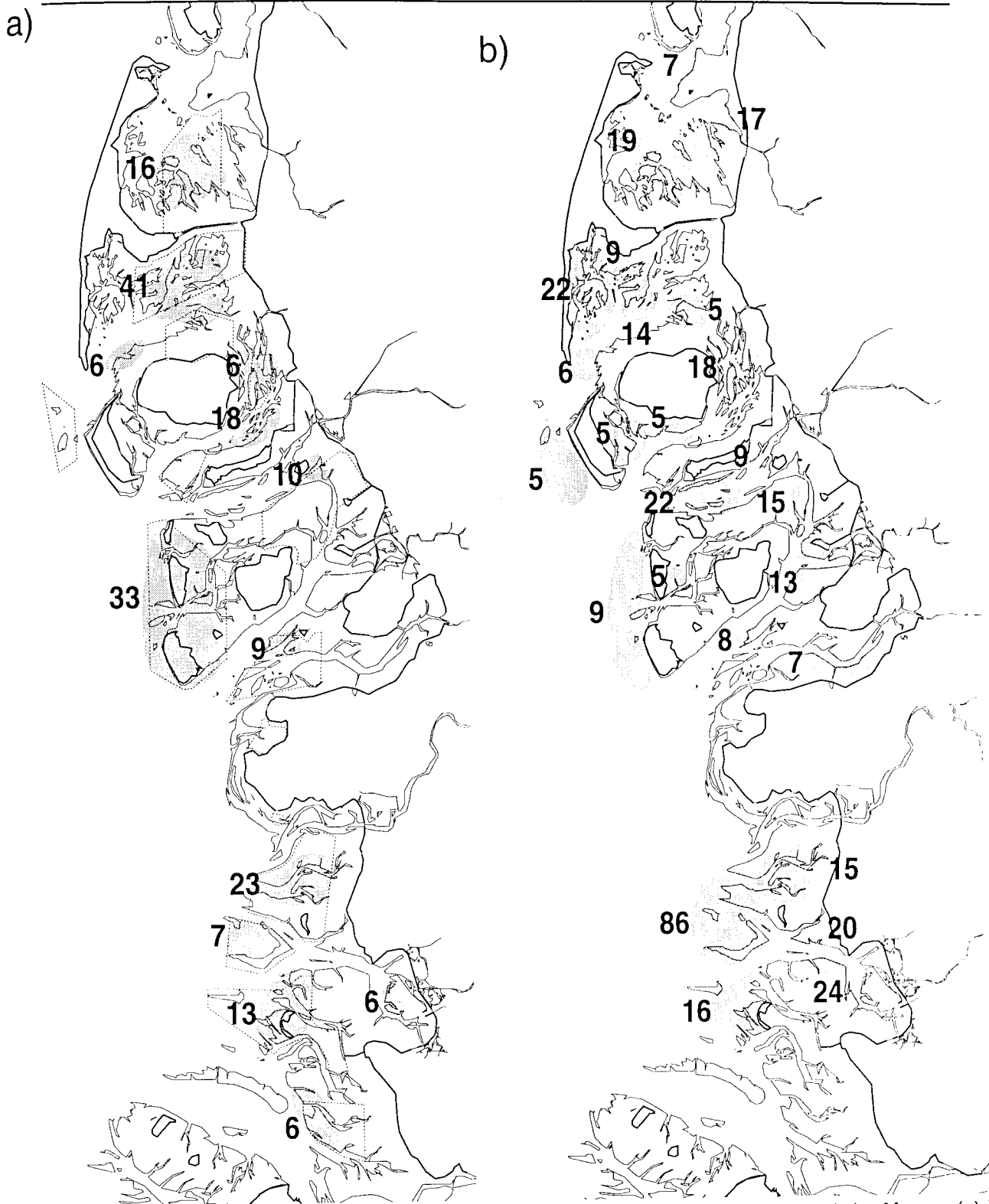


Abb. 8.13: Verbreitung der Eiderente im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer während der Mauser (a) und im Winter (b) 1986 bis 1994. Die schraffierten Bereiche kennzeichnen Gebiete in denen mehr als 5000 Eiderenten angetroffen wurden. Für den Mauserbestand wurden Zählungen aus Juli und August verwendet, für den Winterbestand Zählungen aus Dezember bis Februar. Die Zahlen geben den Höchstbestand der einzelnen Gebiete in tausend Exemplaren an.

Fig. 8.13: Distribution of moulting (a) and wintering (b) eiders in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein 1986-1994. Hatched sections indicate areas containing more than 5000 eiders. Moulting numbers were counted in July and August, wintering numbers in December to February. Figures give maximum numbers in thousand birds for each area.

8.3.3 Bestandsentwicklung

Der Mauserbestand der Eiderente im Wattenmeer hat in den siebziger und achtziger Jahren stark zugenommen. In dieser Zeit wurden viele Gebiete, vor allem im Bereich zwischen Eider und Jade, in denen vorher keine Eiderenten vorkamen, von teilweise sehr großen Mauseransammlungen besiedelt (Nehls et al. 1988, Swennen et al. 1989a). Inzwischen scheint dieser Trend abgeschlossen zu sein. Im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer wurden seit 1987 nur geringe Veränderungen im Mauserbestand festgestellt (Abb. 8.14), ein Trend läßt sich nicht absichern. Auffällig ist lediglich die Zunahme im Nordfriesischen Wattenmeer von 1993 auf 1994.

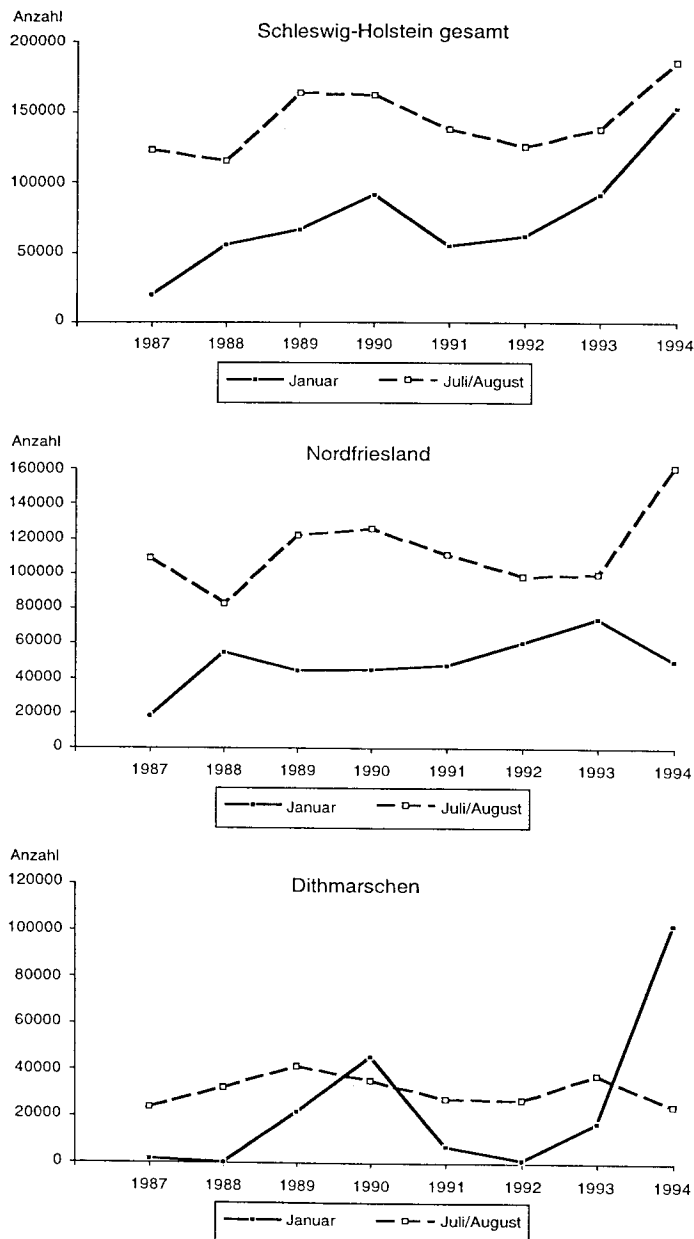


Abb. 8.14: Bestandsentwicklung der Eiderente im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer 1987-94.

Fig. 8.14: Changes in eider numbers in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein 1987-94.

Der Winterbestand nahm demgegenüber im Untersuchungszeitraum signifikant zu ($r^2=0,64$, $p=0,02$). Die Zunahme wurde im Dithmarscher und Nordfriesischen Wattenmeer durch beträchtliche Fluktuationen überlagert, so daß für diese beiden Gebiete - einzeln betrachtet - kein Trend absicherbar ist (Abb. 8.14). Vor allem im Dithmarscher Wattenmeer wurden extreme Schwankungen im Winterbestand, zwischen 200 und 102.000 Exemplaren, festgestellt. Die Veränderungen der Winter- und Mauserbestände verlaufen unabhängig voneinander. Für die Gesamtbestände und für die Teilbestände in Nordfriesland oder Dithmarschen läßt sich keine Korrelation zwischen Mauser- und Winterbestand absichern. Die unterschiedliche Entwicklung der Eiderentenbestände in den beiden wichtigsten Phasen ihres Vorkommens deutet an, daß diese von nicht von den gleichen Faktoren gesteuert werden.

8.3.4 Fluktuationen des Nahrungsangebots

Zwei Aspekte sind für die saisonalen und jahrweisen Veränderungen der Eiderentenbestände von Bedeutung, die anhand von Literaturdaten dargestellt werden sollen: (1) Saisonale Veränderungen in der Qualität (Fleischgehalt) der Nahrung und (2) Fluktuationen der Bestände der wichtigsten Nahrungsarten Herz- und Miesmuschel.

(1) Der Fleischgehalt von Muscheln im Wattenmeer wird durch hohe Werte im Sommer und niedrigere Werte im Winter, die jedoch sehr variabel sein können, gekennzeichnet. Die Höchstwerte liegen dabei etwa doppelt so hoch wie die niedrigsten Werte (Zwarts 1991, Ruth 1994, Pulfrich 1995). Fleischgehalt und Schalengewicht der Muscheln unterscheiden sich zwischen einzelnen Standorten mit unterschiedlichen Wachstumsbedingungen. Diese hängen von der Überflutungsdauer des Standorts und der Lage innerhalb eines Einstromgebietes ab. Der Fleischgehalt von Muscheln nimmt mit der Überflutungsdauer zu, das Schalengewicht dagegen ab (Goss-Custard et al. 1993, Ruth 1994). Ruth (1994) konnte darüberhinaus für das Einstromgebiet Norderaue im Nordfriesischen Wattenmeer zeigen, daß die Wachstumsbedingungen mit der Entfernung zum Einstrom abnehmen. Dies kann eine Folge der Nahrungsausbeutung durch die vorne liegenden Muschelbestände oder eine Folge zunehmenden Schwebstoffgehalts sein.

(2) Herzmuscheln erreichen auf den eulitoralen Wattflächen Biomassewerte bis 350g AFTG/m^2 und sind in fast allen Bereichen mit eulitoralen Wattflächen anzutreffen (Ruth 1994). Im Sublitoral finden sich nur an wenigen Stellen bedeutende Vorkommen. Miesmuscheln erreichen Biomassewerte bis 1800g AFTG/m^2 (Kap. 8.1), sie sind jedoch nicht flächendeckend verbreitet. Die Bestände beider Arten unterliegen starken Fluktuationen als Folge starker Verluste in Eiswintern und durch Stürme, sowie jahrweise sehr unterschiedlichen Brutfällen (z.B. Beukema 1979, Dörjes 1980, Nehls & Thiel 1993, Ruth 1994). Miesmuscheln sind dabei toleranter gegen-

über Eiswintern, da sie weniger frostempfindlich als Herzmuscheln sind.

Die Entwicklung der Miesmuschelbestände im Untersuchungszeitraum wurde bereits in Kapitel 8.2 dargestellt. Die Entwicklung des Herzmuschelbestandes folgte diesem weitgehend. Wichtig für die Entwicklung der Muschelbestände waren vor allem die Folge von drei Eiswintern vor 1987 und die Einwirkung schwerer Orkane im Frühjahr 1990, welche die Bestände stark reduzierten. Diese Ereignisse markieren die Tiefpunkte der Muschelbestände im Untersuchungszeitraum.

Bei der Entwicklung der Muschelbestände ergeben sich wichtige Unterschiede zwischen dem nördlichen Teil, dem Nordfriesischen Wattenmeer, und dem südlichen Teil, dem Dithmarscher Wattenmeer. Die Verbreitung der Miesmuschel beschränkt sich fast ausschließlich auf das Nordfriesische Wattenmeer, wo Inseln, Halligen und hohe Außensände geschützte Bereiche bieten (Nehls & Thiel 1992, Ruth 1994). Zugleich bieten sublitorale Gebiete im nördlichen Teil ein Nahrungsangebot, das nicht durch Eis geschädigt wird. Demgegenüber ist das Dithmarscher Wattenmeer fast in seiner Gesamtheit nach Westen exponiert und scharf eingeschnittene Priele und Wattströme bieten kaum geschützte sublitorale Flächen. Es ist daher davon auszugehen, daß die Entwicklung der Muschelbestände im Dithmarscher Wattenmeer stärkeren Fluktuationen unterliegt als im Nordfriesischen Wattenmeer.

8.3.4 Diskussion

Die Entwicklung des Eiderentenbestandes im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer von 1987 bis 1994 weist auf deutliche Unterschiede in der Nutzung dieses Gebietes durch mausernde und überwinternde Eiderenten hin. Mausernde Eiderenten, obwohl im Mittel zahlreicher als überwinternde Eiderenten, nutzen einen deutlich kleineren Teil dieses Gebietes. Der Bestandsverlauf überwinternder Eiderenten ist durch markante Schwankungen und Veränderungen in der räumlichen Verteilung gekennzeichnet, die bei mausernden Eiderenten nicht beobachtet wurden. Die Entwicklung des Winterbestandes im Dithmarscher Wattenmeer spiegelt deutlich die beiden Einbrüche in den Muschelbeständen 1987 und 1990 wider. Die Eiderentenzahlen gingen in diesem Bereich daraufhin auf unter 1000 Exemplare zurück. Die Bestandsmaxima im Winter lagen dagegen 1990 bei 46.000 und 1994 bei 102.000. Das Bestandsmaximum 1990 fällt in eine Zeit sehr hoher Herzmuschelbestände im Dithmarscher Wattenmeer (Ruth 1994), von denen sich die Eiderenten ernährten (Nehls 1991). Es ist jedoch nicht bekannt, wovon sich die hohen Eiderentenbestände 1994 ernährten. Im Januar 1994 hielten sich die Eiderenten fast ausschließlich über den sublitoralen Bereichen im Westen des Dithmarscher Wattenmeeres auf. Möglicherweise lieferte hier ein Massensterben der Amerikanischen Schwertmuschel (*Ensis americanus*), das Eiderenten in dieser Zeit auch in anderen Teilen des Wattenmeeres Nahrung bot (Cadée, Gienapp, Kammann pers. Mitt.), ein reiches

Nahrungsangebot.

Im Nordfriesischen Wattenmeer waren die Schwankungen des Winterbestandes demgegenüber weniger ausgeprägt. 1987 war der Bestand deutlich niedriger als im Mittel, 1990 und 1991 erfolgte jedoch kein Bestandseinbruch. Die verstärkte Nutzung der Muschelkulturen in diesen Jahren (Kap. 8.2) zeigte jedoch, daß die überwinterten Eiderenten auch hier deutlich auf Veränderungen im Nahrungsangebot reagierten. Die geringere Ausprägung der Bestandsschwankungen im Nordfriesischen Wattenmeer entspricht der relativ geschützten Lage dieses Gebietes.

Die Ergebnisse zeigen somit eine enge Abhängigkeit der Höhe und der räumlichen Verteilung der Winterbestände der Eiderente von ihrem Nahrungsangebot. Dies entspricht den Erfahrungen mit anderen Wasservögeln, daß Veränderungen im Nahrungsangebot massenhafte und großräumige Bestandsverlagerungen auslösen können (van Eerden 1984). Winterzählungen in der Ostsee ergaben ebenfalls jährweise erhebliche Unterschiede in der Nutzung einzelner Gebiete (Joensen 1974, Bräger & Nehls 1987, Noer 1991), die vermutlich auf Veränderungen im Nahrungsangebot zurückzuführen sind (s. Meißner 1992).

Für die Mauserbestände ist eine Abhängigkeit der Bestände vom Nahrungsangebot dagegen nicht erkennbar. Im Dithmarscher Wattenmeer wo die Winterbestände um den Faktor 100 schwanken, veränderten sich die Mauserbestände lediglich um den Faktor 2. Dies ist vor allem deshalb bemerkenswert, weil Mauser- und Winterbestände von den gleichen Nahrungsressourcen abhängen. Ein Rückgang der Muschelbestände im Winter kann nicht bis zum Sommer ausgeglichen werden. Auch nach einem starken Brutfall dauert es ein bis zwei Jahre bis die Muscheln wieder einen hohen Bestand aufgebaut haben (s. Kap. 8.1 und 8.2). Der starke Rückgang der Muschelbestände in den Wintern 86/87 und 89/90 konnte denn auch jeweils für zwei bis drei Jahre an den Eiderentenbeständen verfolgt werden (Abb. 8.13).

Die Verbreitung mausernder Eiderenten wird im Wattenmeer wesentlich durch das Vorkommen von Störungen durch Schiffsverkehr beeinflusst (Thiel et al. 1992, Ketzenberg 1993, Nehls 1994). Dies erklärt, warum Eiderenten während der Mauser bestimmte Bereiche meiden, nicht aber die konstante Anzahl mausernder Eiderenten. Auch innerhalb der Mausergebiete gab es im Untersuchungszeitraum nur geringe Bestandsverlagerungen. In den meisten Mausergebieten blieben die Zahlen konstant und auch eine Verlagerung vom Dithmarscher in das Nordfriesische Wattenmeer konnte nicht beobachtet werden. Mausernde Eiderenten reagieren offensichtlich wesentlich toleranter auf Fluktuationen des Nahrungsangebotes als überwinterte Eiderenten.

Was sind die Ursachen für die unterschiedlichen Reaktionen? Der Nahrungsbedarf von Eiderenten im Wattenmeer ist im Sommer niedriger als im Winter und Eiderenten verbringen weniger Zeit mit der Nahrungssuche (Kap. 7). Die Belastung durch

die Mauser ist insgesamt als gering einzuschätzen. Zugleich ist der Fleischgehalt der Muscheln im Sommer bis um das Doppelte höher als im Winter. Dies sollte Eiderenten die Nutzung eines größeren Anteils des Nahrungsangebots erlauben. Mit ansteigendem Fleischgehalt wird ein breiteres Größenspektrum profitabel (s. Abb. 5.14), vor allem aber sollten Muscheln an mehr Standorten nutzbar sein. An Standorten mit schlechten Wachstumsbedingungen sind Muscheln vermutlich nur im Sommer, wenn der Fleischgehalt am höchsten ist, profitabel. Der geringere Zeitaufwand, den Eiderenten im Sommer für die Nahrungssuche benötigen (Kap.7) erlaubt ihnen zudem, Gebiete zu nutzen, die aufgrund relativ kurzer Überflutungsdauer nur begrenzte Zeit zugänglich sind.

Überwinternde Eiderenten stehen demgegenüber vor dem Problem, einen erhöhten Nahrungsbedarf mit qualitativ schlechteren Muscheln decken zu müssen. Für sie ist es daher wichtiger, Gebiete mit einem qualitativ hohen Nahrungsangebot und möglichst uneingeschränkter Zugänglichkeit aufzusuchen.

In Zusammenhang mit saisonalen Unterschieden in der Qualität der Nahrung führen Fluktuationen im Nahrungsangebot so zu teilweise extremen Schwankungen der Winterbestände, die bei den Mauserbeständen im gleichen Gebiet nicht auftreten. Die Ergebnisse zeigen somit, daß die Höhe und Verteilung der Winterbestände primär durch das Nahrungsangebot gesteuert wird. Während der Mauser spielt das Nahrungsangebot dagegen eine deutlich geringere Rolle, so daß Fluktuationen im Nahrungsangebot nicht einmal zu Bestandsverlagerungen innerhalb der Mausergebiete führen.

Die Bedeutung des winterlichen Nahrungsangebotes wird durch das Sozialsystem der Eiderente bekräftigt. Die Paarbildung erfolgt im Herbst und die Paare bleiben bis zur Brutzeit zusammen. Im Königshafen wurden bereits im Oktober die ersten Kopulationen beobachtet. Die für Vögel mit Saisonehe frühe Paarbildung ist vermutlich eine Anpassung an Nahrungsengpässe im Winter. Die Bedeutung der Paarbindung im Winter liegt darin, daß verpaarte Weibchen mehr Zeit für die Nahrungssuche haben, da die Männchen versuchen, (Nahrungs-)Konkurrenten fern zu halten (Ashcroft 1976, s.a. Rohwer & Anderson 1988). Bei Gänsen liegt der Bruterfolg von Weibchen, die mit dominanten Männchen verpaart sind höher, da die Weibchen so Zugang zu besseren Nahrungsgründen und mehr Zeit zum Fressen haben (z.B. Teunissen et al. 1985, Black & Owen 1989). Eiderenten stützen sich für die Eibildung und das Brüten weitgehend auf körpereigene Reserven. Während der Bebrütungsphase wird keine Nahrung aufgenommen und die Weibchen verlieren über ein Drittel ihres Körpergewichts (Milne 1976, Korschgen 1977, Parker & Holm 1990, Gabrielsen et al. 1991). Gelegegröße (Swennen et al. 1993, Erikstad & Bustnes 1994), Zeitpunkt der Eiablage (Spurr & Milne 1976 a) und Verlauf der Jungenaufzucht (Bustnes & Erikstad 1991) hängen von den verfügbaren Körperreserven ab. Eiderenten, die sich früh im Herbst verpaaren, beginnen auch früher mit der Eiablage,

was darauf hinweist, daß sie bessere Ernährungsbedingungen erfahren (Spurr & Milne 1976 b). Die hohe Mortalität von Weibchen während der Brutperiode (Coulson 1984, Swennen 1995) bestätigt die Bedeutung der Körperreserven. Angesichts der geringen Energieausnutzung (Kap. 5) benötigt der Aufbau der Körperreserven vermutlich relativ viel Zeit (Weibchen erreichen bei Brutbeginn bis zu 2,9 kg (Parker & Holm 1990). In der Ostsee beginnen Eiderenten mit der Eiablage, sobald die Brutinseln eisfrei sind (Hario & Selin 1988). Die Ernährungsbedingungen im Winterquartier können daher direkt den Verlauf der Brutzeit beeinflussen.

Wenn die Ernährungsbedingungen in den Überwinterungsgebieten den Reproduktionserfolg der Eiderente beeinflussen und wenn die Höhe des Energieumsatzes Konsequenzen für die Überlebensrate dieser Vögel hat (s. Einleitung), ist naheliegend, daß das Nahrungsangebot das wichtigste Kriterium für die Wahl der Überwinterungsgebiete ist. Eiderenten sollten dementsprechend die Gebiete mit dem qualitativ und quantitativ besten Nahrungsangebot aufsuchen, um ihre Überlebenschancen und ihren Reproduktionserfolg zu erhöhen. Die Verteilung der Winterbestände sollte dann Veränderungen im Nahrungsangebot widerspiegeln und stets einem Gradienten der Qualität der Nahrungsgebiete folgen (s. Kap. 8.1). In anbetracht der hohen Dynamik der Muschelbestände des Wattenmeeres entsprechen die Fluktuationen der Winterbestände somit den Erwartungen. Die konstante Anzahl und Verteilung der mausernden Eiderenten zeigt dagegen, daß die Optimierung der Nahrungsaufnahme kein bestimmendes Kriterium für die Wahl der Mausergebiete ist. Wenn die Mausergebiete in erster Linie in Hinblick auf die Sicherheit vor Störungen ausgewählt werden, ist zu erwarten, daß Eiderenten Gebiete aufsuchen, von denen sie für einen längeren Zeitraum Störungsfreiheit erwarten. Die Kenntnis bestimmter Gebiete ist dabei vermutlich wichtiger als Schwankungen im Nahrungsangebot. Dies führt zu einem konservativem Verhalten gegenüber den Veränderungen des Nahrungsangebots, die sie tolerieren, solange eine bestimmte Schwelle nicht unterschritten wird. Die Bestandsentwicklung der Eiderente im Niedersächsischen Wattenmeer verdeutlicht die Bedeutung dieses Schwellenwertes. Die Muschelbestände im Niedersächsischen Wattenmeer gingen von 1989 bis 1994 kontinuierlich zurück, da sich kein neuer Brutfall etablieren konnte (Michaelis 1993, Michaelis & Herlyn 1994). Der Winterbestand der Eiderente folgte dieser Entwicklung und nahm von 120.000 Exemplaren im Januar 1991 auf 19.000 Exemplare im Januar 1994 ab. Der Mauserbestand stieg dagegen bis 1993 leicht an und nahm dann von 1993 auf 1994 um Zweidrittel ab (eigene Untersuchungen, s.a. Abb. 4.1). Erst nach mehreren Jahren abnehmender Muschelbestände wurde hier eine Situation erreicht, in der die mausernden Eiderenten auf die Veränderungen des Nahrungsangebotes reagierten.

Die Kriterien der Habitatwahl und die Mechanismen, die die Verteilung von Individuen steuern, beeinflussen die Wirkung von Prädatoren auf die Populationen ihrer Beutetiere (Bernstein et al. 1991 a). In den Wintermonaten spiegelt die Verteilung der Eiderenten die Verteilung ihrer Nahrungsressourcen wider. Soziale Interaktionen

sorgen dabei dafür, daß sich nicht alle Individuen im besten Nahrungsgebiet konzentrieren (Kap. 8.1), so daß eine positive Beziehung zwischen den Nahrungsressourcen und den Eiderentenbeständen erwartet werden kann. Dies fördert eine gleichmäßige Ausbeutung der Ressourcen und steht im Einklang mit den Befunden aus zwei Gebieten, in denen Eiderenten nur einen geringen Einfluß auf die Miesmuschelbestände hatten (Kap. 8.1 und 8.2). Im Gegensatz dazu folgt die Verteilung der Mauserbestände nicht der Verteilung der Ressourcen. Dies fördert eine ungleichmäßige Ausbeutung des Nahrungsangebots. Diese Tendenz wird zudem durch die eingeschränkte Mobilität der flugunfähigen Enten verstärkt (s. Bernstein et al. 1991 b). Der Befund, daß die meisten Mausergebiete direkt nach dem Erreichen der Flugfähigkeit verlassen werden, spiegelt somit möglicherweise die Ausbeutung der jeweiligen Nahrungsressourcen wider. Hier fehlen jedoch weitergehende Untersuchungen.

9. Synthese: Eiderenten und Muscheln - eine evolutionsbiologische Betrachtung

In ihrem Artikel *The herbivore as a prisoner of its food supply* zeigen Drent & Prins (1987), wie die Spezialisierung der Ernährung herbivore Gänse in die Abhängigkeit von der Qualität ihres Nahrungsangebotes führt. Die Vegetationsentwicklung im Frühjahr bestimmt entscheidend die Möglichkeiten der Gänse, ausreichende Reserven für den Zug in die Brutgebiete aufzubauen (s.a. Prop & Vulink 1991). Die Abhängigkeit von der Qualität der Nahrung ergibt sich aus den begrenzten Fähigkeiten, die Nahrung aufzuschließen. Nachfolgende Untersuchungen verdeutlichten das Problem, daß die Nahrungsausnutzung von der Retentionszeit der Nahrung im Darmtrakt abhängt, so daß eine Erhöhung der Nahrungsaufnahme die Nahrungsausnutzung beeinträchtigt (Prop & Deerenberg 1992). Gänse haben daher nur einen begrenzten Spielraum, steigenden Energieausgaben mit einer Erhöhung der Nahrungsaufnahme zu begegnen. Abnehmende Qualität der Nahrung kann so zu einer negativen Energiebilanz im Winter führen (Owen et al. 1992, Stock & Hofeditz 1994).

In der Bedeutung der Verdauung für den Energiehaushalt weisen die Gänse somit eine bemerkenswerte Parallele zu muschelfressenden Eiderenten auf. Der energetische Engpaß liegt jedoch auf einem anderen Niveau. Während für Herbivore das Problem darin besteht, daß sie aus der Nahrung nicht genug Energie gewinnen können, laufen Eiderenten und andere Muschelfresser in Gefahr, für die Nahrungsverarbeitung zuviel Energie auszugeben. Gemeinsam ist ihnen, daß sie auch bei reichlich verfügbarer Nahrung energetische Engpässe erfahren können, da sie nicht immer in der Lage sind, aus der Nahrung einen ausreichenden Energieüberschuß zu gewinnen. Bei Herbivoren geschieht dies in der Weise, daß sie nicht genug Energie metabolisieren können, bei Eiderenten dagegen dadurch, daß ein zu großer Teil eines in der Höhe begrenzten Energiebudgets auf die Nahrungsverarbeitung entfällt. In beiden Fällen besteht somit die Möglichkeit, mit vollem Magen zu verhungern.

Die Ausführungen verdeutlichen, wie die morphologische und physiologische Ausstattung eines Tieres die Grenzen verhaltensökologischer Optimierungsstrategien bestimmen ('design constraint', s. Pianka 1994). Gänse und Eiderenten sind in diesem Sinne 'Gefangene ihres Nahrungsangebots', da sie Veränderungen im Nahrungsangebot oder im Nahrungsbedarf aktiv nicht ausreichend begegnen können, etwa indem sie die Nahrungsaufnahme erhöhen. Bei der Eiderente fällt zudem auf, daß sie nur einen relativ kleinen Teil des potentiellen Nahrungsangebots ausschöpft. Im Königshafen befand sich zum Ende der Untersuchungen etwa Dreiviertel der Biomasse der Miesmuscheln in Größenklassen, die von den Eiderenten kaum noch genutzt wurden (Kap. 7.1), obwohl sie ökonomisch nutzbar wären (Kap. 5). Betrachtet man die Evolution von Mollusken und ihren Prädatoren als einen Wettlauf ('arms race', s. Dawkins & Krebs 1979), in dem die Entwicklung defensiver Strukturen (harte Schalen, Größe) den Aufwand der Prädation erhöhen und die Ent-

wicklung offensiver Strukturen bedingt (s.a. Vermeij 1987), so scheinen die Miesmuscheln den Wettlauf in diesem Fall für sich zu entscheiden. Da der Selektionsdruck in Räuber-Beute Systemen auf die Beute stärker ist als auf den Räuber (Dawkins & Krebs 1979), ist dies kein ungewöhnlicher Vorgang. Dennoch stellt sich die Frage, warum dieses reichhaltige Nahrungsangebot von keinem Vogel genutzt wird. Warum sind Eiderenten nicht größer als sie es sind, oder warum gibt es keine größere Meeresente, die dieses Nahrungsangebot nutzen kann?

Weltweit gibt es 40 Wasservogelarten, die sich überwiegend tauchend von benthischen Organismen ernähren. 28 von ihnen sind überwiegend karnivor und ernähren sich oft von Mollusken (Johnsgard 1978, Madge & Burns 1988). Betrachtet man die Verteilung der Gewichte tauchender Enten, so fällt auf, daß nur ein Drittel schwerer als ein Kilogramm wird (Abb. 9.1). Ein großer Anteil der kleineren Arten ist auf Binnengewässer beschränkt und die hohe Artenzahl ist der unterschiedlichen Struktur dieser Gewässer und den teilweise kleinen Verbreitungsgebieten dieser Arten zuzuschreiben. Das Körpergewicht der überwiegend marinen Arten reicht von 700g bei der Eisente (*Clangula hyemalis*) bis zu 5300g bei den Männchen der Magellandampfschiffente (*Tachyeres pteneres*), der schwersten der vier südamerikanischen Dampfschiffenten. Bei den sympatrisch vorkommenden Meeresenten ist die Körpergröße das wichtigste morphologische Unterscheidungsmerkmal (Goudie & Ankney 1986). Die Größe der aufgenommenen Mollusken weist eine enge Beziehung zur Körpergröße der Enten auf (Nyström & Pehrsson 1988). Sympatrisch vorkommende Arten sind meist deutlich unterschiedlicher Größe und selektieren, wenn sie die gleichen Muschelarten fressen, teilweise unterschiedliche Größen, so daß sich ihre Nahrungsspektren nur wenig überlagern (s. Meißner & Bräger 1990, Meißner 1992).

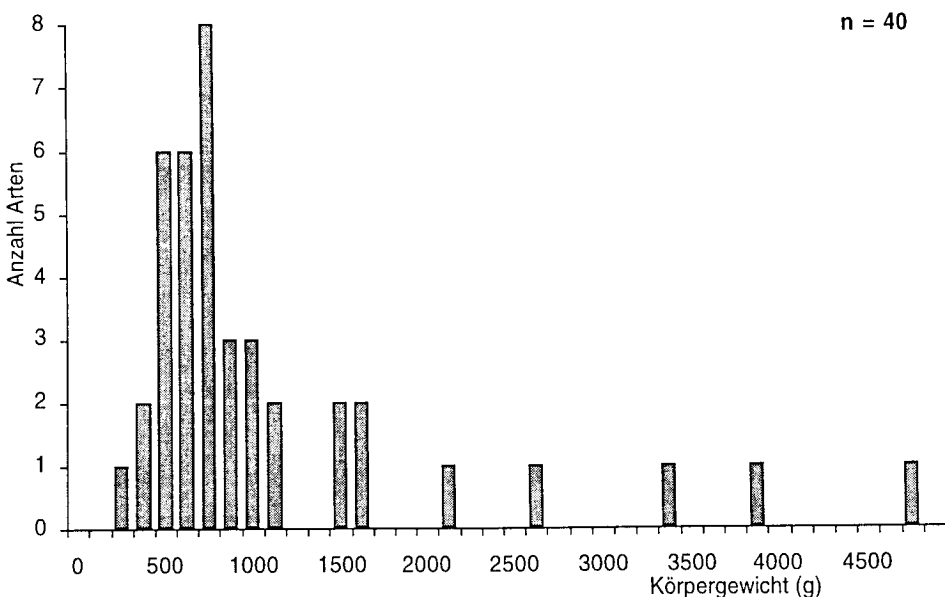


Abb. 9.1: Häufigkeitsverteilung der Körpergewichte von Tauchenten. Gewichtsangaben nach Madge & Burn (1988).

Fig. 9.1: Frequency distribution of body weight in diving ducks. Weight data from Madge & Burns (1988).

Die Gewichte der vier in der Ostsee vorkommenden Meeresenten Eisente, Trauerente, Samtente (*Melanitta fusca*) und Eiderente folgen einer aufsteigenden Reihe von 700g, 1000g, 1700g bis 2200g. Die ausgeprägten Größenunterschiede sympatrischer Meeresenten weisen an Betracht der Ähnlichkeit der Ernährung auf eine hohe Bedeutung von interspezifischer Konkurrenz in der Evolution der Meeresenten hin (s.a. Ericson 1987).

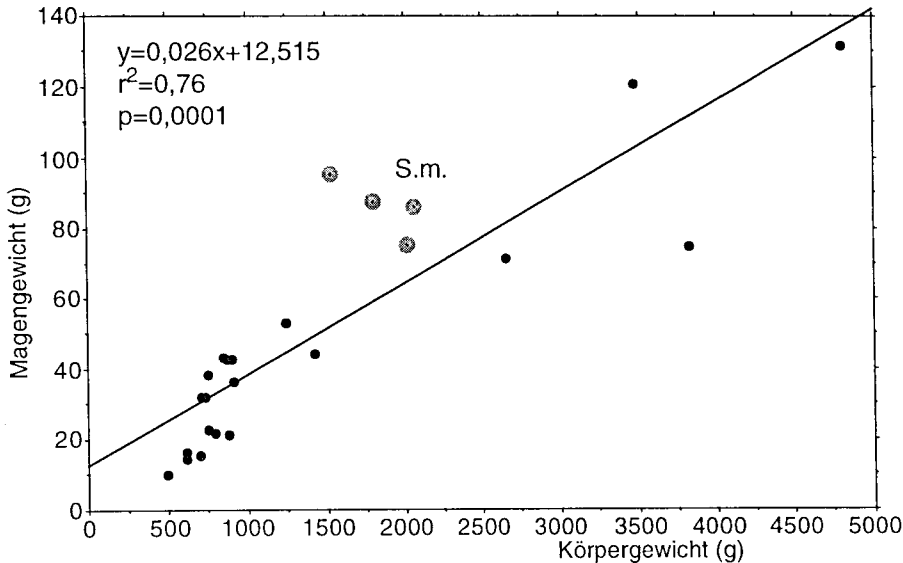


Abb. 9.2: Beziehung zwischen Körpergewicht und Magengewicht karnivorer Tauchenten. Angaben nach Borkenhagen (1976), Suter (1982a), Barnes & Thomas (1987), Kehoe & Ankney (1985), Livezey (1989), Goudie & Ryan (1991). Die Angaben zur Eiderente wurden hervorgehoben (S.m.).

Fig. 9.2: Relation of body and stomach weight in carnivorous diving ducks. Data from Borkenhagen (1976), Suter (1982a), Barnes & Thomas (1987), Kehoe & Ankney (1985), Livezey (1989), Goudie & Ryan (1991). Data on eiders (S.m.) are marked.

Was bestimmt die Höhe der Gewichtsunterschiede zwischen den einzelnen Arten? Als wichtigstes Organ für die Verarbeitung der hartschaligen Nahrung ist der Muskelmagen anzusehen. Zwei Aspekte sind von besonderer Bedeutung: (1) die Schalenstärke von Mollusken, und damit der Aufwand die Schalen zu knacken, steigt exponentiell zur Muschellänge an (s. Kap. 5), so daß eine Anpassung des Muskelmagens auf größere Muscheln eine überproportionale Vergrößerung des Magens verlangt. (2) die Größe des Magens verändert sich - zwischenartlich betrachtet - nicht unabhängig vom Körpergewicht (Abb. 9.2). Der Muskelmagen macht im Mittel 3,6% ($\pm 1,2$, $n=25$, 14 Arten, s. Abb. 9.2 für Herkunft der Daten) des Körpergewichts karnivorer Tauchenten aus. Auch bei Arten wie der Eiderente, die sich fast ausschließlich von Muscheln ernähren, übersteigt das Magengewicht kaum 5% des Körpergewichts. Das bedeutet, daß eine Anpassung an die Ernährung mit größeren Muscheln, ein überproportionales Wachstum des ganzen Vogels erfordert. Die Größenabstände zwischen den Arten sollten daher mit zunehmender Körpergröße ansteigen.

Ein hohes Körpergewicht ist in kalten Klimaten ein Vorteil, da es die Thermoregulation erleichtert (Bergmannsche Regel). Für tauchende Vögel ist ein hohes Gewicht zudem von Vorteil, da Thermoregulation und Tauchen gegensätzliche Anpassungen verlangen. Für die Thermoregulation ist ein dichtes Gefieder günstig, das jedoch den Auftrieb erhöht. Der Energieumsatz von Eisenten erreicht bei 0° C Wassertemperatur das Doppelte des Grundumsatzes (Jenssen & Ekker 1989), während der Energieumsatz bei Eiderenten unter den gleichen Bedingungen nur das Anderthalbfache des Grundumsatzes erreicht (Jenssen et al. 1989). Das zeigt, daß die kleineren Eisenten sich nicht die gleiche Isolierung 'leisten' können wie Eiderenten. Bei einem höheren Körpergewicht, sind die unterschiedlichen Anforderungen für die Thermoregulation und das Tauchen besser miteinander vereinbar. Der gewichtsspezifische Energieumsatz von Vögeln nimmt zudem mit ansteigendem Körpergewicht ab (Kleiber 1961, u.v.m.). Wenn die Minimierung des Energieumsatzes eine adaptive Strategie ist (s. Einleitung), wäre ein höheres Körpergewicht für eine Meeresente, die sich unter den gleichen Bedingungen wie die Eiderenten im Königshafen ernährt, von Vorteil. Mit ansteigendem Körpergewicht sinken die obligatorischen Anteile des Energieumsatzes (Grundumsatz, Thermoregulation) und auch die Tauchkosten werden kleiner.

Einer Erhöhung des Körpergewichts steht jedoch entgegen, daß für Tauchen und Fliegen gegensätzliche Anpassungen notwendig sind (Lovvorn & Jones 1994). Eiderenten gehören zu den Vögeln mit der höchsten Flügelbelastung (Meunier 1959, Raikow 1973, Humphrey & Livezey 1982, Lovvorn & Jones 1994). Diese ist möglicherweise sogar noch unterschätzt worden, da Meunier (1959) und Lovvorn & Jones (1994) von sehr niedrigen Körpergewichten (1770g, bzw. 1860g) ausgehen. Die Flächenbelastung beträgt bei Eiderenten und den anderen Somateria-Arten etwa 2g/cm^2 . Meunier (1951) gibt die Grenze der Flugfähigkeit bei einer Flächenbelastung von $2,5\text{g/cm}^2$ an. Innerhalb der tauchenden Enten besteht eine negative Allometrie zwischen Körpergewicht und Flügelfläche, so daß die Flächenbelastung mit dem Körpergewicht zunimmt (Humphrey & Livezey 1982). Meunier (1951 und 1959) hatte dies bereits allgemein als Gesetz der zunehmenden Flächenbelastung formuliert und gefolgert, daß Größensteigerungen bei konstanten Proportionen zur Flugunfähigkeit führen müssen. Die südamerikanischen Dampfschiffenten (*Tachyeres* sp.) bestätigen diese Annahmen. Die kleinste der vier Arten (*T. patachonicus*) ist meistens noch flugfähig, überschreitet aber bei einem Körpergewicht bis 3,5 kg teilweise die kritische Flächenbelastung von $2,5\text{g/cm}^2$. Ein Teil dieser Enten ist daher permanent flugunfähig (Humphrey & Livezey 1982). Die drei anderen Arten, die deutlich höhere Gewichte erreichen, sind ausnahmslos flugunfähig (Livezey & Humphrey 1986). Ein Anstieg der Körpergröße würde Eiderenten somit in den Bereich der Flugunfähigkeit führen. Beobachtungen im Freiland deuten an, daß Eiderenten bereits dicht an der Grenze zur Flugunfähigkeit sind. Fährt man mit einem Boot in einen Schwarm Eiderenten hinein, bleiben hinter den wegfliegenden Enten oft einzelne Exemplare zurück, die es nicht schaffen abzuheben und dann tauchend

fliehen. Möglicherweise handelt es sich bei diesen Vögeln um besonders schwere Exemplare oder um solche, die nach einer großen Mahlzeit Muscheln das kritische Gewicht überschritten haben.

Die Entwicklung der drei flugunfähigen Dampfschiffenten erfolgte in einem Bereich mit konstant günstigen Bedingungen, in dem extreme saisonale Schwankungen fehlen (Livezey & Humphrey 1986). Für eine flugunfähige Meeresente sind die klimatischen Bedingungen in Nordeuropa dagegen nicht geeignet, da regelmäßige Vereisungen der Küstengewässer eine hohe Mobilität erforderlich machen. Eine größere Meeresente als die Eiderente kann es demnach in nördlichen Gewässern nicht geben und ein hohes potentiell Nahrungsangebot kann durch Vögel nicht genutzt werden.

Danksagung

Die vorliegende Arbeit entstand als Dissertation an der Universität Kiel. Zahlreiche freundliche Menschen haben mich bei den Untersuchungen unterstützt und waren in den unterschiedlichen Stadien des Projektes SWAP, in dessen Rahmen sie stattfanden, und anderen Entenarbeiten behilflich.

Prof. Dr. H. Bohlken danke ich für die Übernahme der Projektleitung und die Betreuung meiner Arbeit nach dem Tod von Prof. Dr. W. Schultz. Ihm und Prof. D. Adelung verdanke ich zahlreiche Anregungen für die Gestaltung der Arbeit und die Verbesserung des Manuskripts.

Das Projekt auf Sylt war in den meisten Phasen ein gemeinsames Unternehmen mit Gregor Scheiffarth, der oft mehr Zeit in die Eiderenten investierte als in die nicht zu fangenden Pfuhschnepfen, für die er eigentlich auf Sylt war. Christiane Ketzenberg legte noch bevor das Projekt richtig beginnen konnte den Grundstein für die Eiderentenuntersuchungen im Königshafen. Ihr umfangreiches Datenmaterial ist an vielen Stellen in diese Arbeit eingeflossen. Die Untersuchungen auf Sylt wären auch ohne die Mitarbeit von Heike Beushausen, Thorsten Dervedde, Gabriela Frances, Wilhelm Gaul, Phillip Gienapp, Ingerlil Hertzler, Ralf Kammann, Karsten Lutz, Stefanie Müller, Anneken Reise, Claus Rüffler und Ulrike Schiebel nicht möglich gewesen.

Rolf Laschefski-Sievers entwickelte Hard- und Software für die telemetrischen Untersuchungen. Martin Stock und Werner Armonies halfen unsere schwindenden Turmvorräte zu ergänzen. Maarten Ruth war stets eine ergiebige Quelle für Muscheldaten.

Die Untersuchungen in Kiel wurden von Prof. Dr. W. Wünnenberg ermöglicht, der mir großzügigermassen sein Labor mit den benötigten Meßgeräten zur Verfügung stellte. Rolf Laschefski-Sievers und Thomas Dallmann halfen bei großen und kleinen Problemen mit der Technik. Thomas Gall stellte Ersatz für einen ausgefallenen Rechner und gute Gesellschaft in den langen Meßnächten. Christiane Ketzenberg, Jan Meißner und Ralf Kammann halfen bei den Untersuchungen und der Versorgung der Enten.

Mit Stefan Bräger, Jan Meißner und Martin Thiel begann die Entenforschung zu Land, zu Wasser und aus der Luft. Die langjährige Zusammenarbeit mit ihnen, ihre Unterstützung und ihre Kritik hat meine Sicht der Biologie und die Art, sie zu erforschen, erheblich beeinflußt.

Gregor Scheiffarth, Hermann Hötter, Hendrik Brunckhorst, Theunis Piersma, Jesper Madsen, Christiane Ketzenberg, Jan Komdeur, Henning Noer, Harald Asmus, Maarten Ruth, Norbert Dankers, Martin Thiel und Verena Fritzsche halfen redundanzvermeidend, substantivierungsvermindernd und substanzverstärkend mit Anregungen zur Erstellung dieser Arbeit. Sarah Mabey korrigierte die englischen Texte.

Das Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmees unterstützte die Untersuchungen großzügig. Vor allem bei den Mitarbeitern des Forschungsdezernats möchte ich mich für die gute Zusammenarbeit bedanken.

Die Untersuchungen wurden vom Bundesminister für Forschung und Technologie im Rahmen des Projektes Ökosystemforschung Wattenmeer, Sylter Wattenmeer Austauschprozesse, gefördert. Dies ist Publikation 198 dieses Projektes.

Allen Beteiligten möchte ich hiermit meinen ganz herzlichen Dank aussprechen.

10. Abstract

This thesis presents an analyses of the energetic and ecological consequences of the consumption of molluscs, especially blue mussels (*Mytilus edulis*), by eiders (*Somateria mollissima*). The investigations are based on measurements of the metabolic rate in the laboratory and on telemetry studies and direct observations of feeding behaviour in the field. Field studies were conducted in the Wadden Sea of the Königshafen on the island of Sylt, where the structure of the intertidal mussel beds utilized by eiders was also investigated. The Wadden Sea is a large intertidal area on the eastern shore of the North Sea that serves as a moulting and wintering area for eiders breeding in the Baltic Sea. In this area, mussels and cockles form the most important food source of eiders. Eiders swallow these molluscs whole and crush the shells in their stomach. It was hypothesized that the energetic costs of foraging and digestion are a central problem to the energy budget of eiders.

The **sizes of mussels** consumed by eiders were reconstructed from shell fragments found in the faeces. Eiders took mainly mussels 30 to 55 mm in length. Comparing the mussel sizes consumed by eiders with those present on the mussel beds, it appeared that eiders actively selected certain mussel sizes. Size-selection varied seasonally: in spring eiders selected smaller mussels with a narrower range than in autumn and winter. Intake-rates, expressed as the intake of mussel flesh per time, varied little in relation to time of the year and foraging mode employed (head-dipping or diving). Handling-time showed only a weak relation to mussel size as most of it was devoted to separate a single mussel out of a clump of mussels attached to each other by their byssal threads. Mean intake-rate was 0.8 to 0.9 g AFDW/min (Ash-free dry weight/minute).

The **energetic costs of digestion**, including shell crushing and salt turnover, were measured by respirometry. Food digestion required a high proportion of ingested energy. About 14% of ingested energy was expended as Specific Dynamic Action (SDA) for digestion of mussel flesh. Energetic costs of shell crushing increased exponentially in relation to mussel length. Regarding mussels from the Königshafen, relative costs of shell crushing increased from 7% of ingested energy in 30mm mussels to 16% in 50mm mussels. Metabolic measurements at low temperatures demonstrated that energy expenditure of SDA and shell crushing contributes to thermoregulation in eiders. Mussel profitability varied seasonally in response to changing flesh content and water temperature; larger mussels are more profitable in winter, as the relatively high amount of energy expended for shell crushing is then utilized for thermoregulation. As much as 10% of ingested energy is required to heat the mussels when water temperatures are low. Considering additional costs for diving and handling of the mussels, the energy gain from foraging reaches only 40 to 50% of ingested energy. Energetic efficiency of foraging (energy gained/energy expended) was calculated in relation to the size of mussels. It appeared that eiders selec-

ted mussels giving the highest energetic efficiency rather than those giving the highest net energy gain, a factor which increases exponentially with mussel size. The significance of efficiency maximization as a foraging strategy for eiders are discussed. Efficiency maximization is concluded to be the more favourable strategy when foraging costs are high and the rate of energy acquisition is limited by digestion speed.

Eiders faced a high **salt intake** as mussels are isoosmotic and contain significant amounts of sea water. The daily salt intake in eiders reached 40 to 60g leading to a mass specific salt intake of up to 27 mg g^{-1} body mass, higher than that reported for other marine birds. Metabolic rate in eiders increased in response to salt intake and doubled in some experiments for a short time following a load of 5g NaCl. With loads of 2.5g and 5g NaCl, the metabolic rate remained elevated for about 1 hour. Overall costs of salt turnover are estimated at 1.5 kJ g^{-1} NaCl. From the proportion of water content to flesh content of mussels collected in the Wadden Sea, the costs of salt turnover are calculated at 2.4 to 3.1% of metabolizable energy intake. In the field, salt intake per foraging bout reaches 4.3g and salt excretion continues for over one hour. As calculated from literature data, the capacity of the eiders' salt glands is sufficient to excrete 144g of salt daily, which is two to three times the amount ingested. This 'over-capacity' is probably important to ensure that the instantaneous excretion rate can cope with the rate of salt intake of foraging eiders.

In the field, **activity patterns** of eiders were characterized by diurnal and tidal rhythms, both of which were subject to seasonal changes. The tidal rhythm was most prominent during all seasons with highest foraging activities at low tide when eiders may feed by head-dipping at the exposed mussel beds. Eiders apparently preferred to forage in daylight and were exclusively diurnal foragers in spring and early summer. In early spring, when days were still short, eiders were active at all states of the tide but as days got longer feeding was restricted to low tide. In winter, eiders foraged both at day and at night. In the moulting period eiders foraged for a few weeks mainly at night. Foraging takes place in alternating foraging bouts of 10 to 20 minutes and resting bouts of 10 to 40 minutes. Foraging bouts were longer and resting bouts shorter when eiders feed by head-dipping than when feeding by diving. Resting bouts are considered to be obligatory for digestion. Even at low tide in winter, when foraging activity was highest, eiders did not spend more than 50% of their time actively foraging. During winter eiders foraged about 220 minutes and during early summer (June-July) about 160 minutes per day. No activity budget could be established for the moult period, as eiders were mainly night-active during that time.

Daily energy expenditure of wintering eiders is estimated at 3000 kJ, as calculated from the data on size-selection, intake-rates and activity budgets. Energy expenditure thus reaches 4.3 times the basal metabolic rate. Half of the energy budget is devoted to foraging and digestion. The budget can only be well-balanced if heat pro-

duction from digestion is utilized for thermoregulation. The data indicate that eiders stretch their foraging activity in winter to optimize heat utilization. During summer daily energy expenditure is estimated at 2100 kJ, a third of which is devoted to foraging and digestion. The high seasonal differences are due to changes in the climatic conditions affecting the energy budget of the eider and to changes in the flesh content of the mussels. The metabolic rate of moulting eiders is assumed to be little affected by the costs of feather synthesis which are estimated from literature data at 5% of their daily energy expenditure.

The tight energy budget of the eiders stresses the significance of efficiency maximization as a foraging strategy. A daily energy expenditure of 3000kJ or 4.3 times BMR would be close to the physiological limit of sustainable metabolic rate. As eiders cannot increase energy expenditure, it is essential to optimize the utilization of the ingested energy. It further stresses the importance of mussel quality (shell thickness, flesh content) as a criterion for foraging site and food selection.

The interactions of eider populations and their food resources are illustrated in three case studies. The impact of **eider predation on natural mussel beds** was studied from 1990 to 1992 in the Königshafen. A young mussel population was present at the start of the study and most mussels were of sizes suitable for eider consumption. The dynamics of mussel beds in the Königshafen indicated little impact from eider predation, although eider numbers were high. Social interactions appeared to limit the densities of foraging eiders on the preferred feeding grounds. In the course of the study period, a part of the mussel population large enough to ensure constant or even increasing biomass escaped eider predation by growing to large size. At the end of the study period, about 75% of the biomass was allocated to mussels larger than 55mm and no longer harvestable by eiders. The low predation impact of eiders, which is in contrast to some other studies, is probably caused by the high productivity of mussels in the Königshafen and density regulation by foraging eiders.

The **utilization of mussel cultures by eiders** demonstrates their responses to changing quality and quantity of food resources. 2,800 ha of bottom cultures are situated in the Wadden Sea of Nordfriesland and are stocked with seed mussels taken from natural beds. The amount of mussels found on the culture lots and the annual landings of up to 40,000 tons may exceed natural stocks. The utilization of mussel cultures by eiders strongly correlated with the size-distribution of the culture mussels and the amount of mussels found on the cultures in relation to natural mollusc stocks. Mussel cultures are estimated to provide on average 10 to 20% of the food of eiders. The number of wintering eiders utilizing the cultures varied in relation to the amount and size of the mussels present and the proportion of eiders found on the cultures in winter ranged from 10 to 60%. In contrast, the proportion of moulting eiders found on the cultures showed no corresponding fluctuations and stayed constant at 15%. Results from mussel cultures near Sylt indicated that eider

predation was balanced by mussel production.

The third case study demonstrates the differing **responses of moulting and wintering eider to fluctuating food resources** in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. Eider numbers in this area were studied by aerial surveys from 1987 to 1994. Numbers and distribution of wintering eiders clearly fluctuated in relation to changing mollusc stocks. Wintering numbers ranged from 17,000 to 130,000 eiders. On average, about 130,000 eiders moult in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. In contrast to wintering eiders, their numbers and distribution remained constant with no detectable responses to changing food resources. The different responses of moulting and wintering eiders to changing food resources are discussed in relation to seasonal changes in the energy budget of eiders. It is assumed that moulting eiders should be more tolerant of changing food resources, as their energy demand is lower and the flesh content of the molluscs is generally higher during summer. In addition, safety is an important criterion for habitat selection in moulting eiders as they are flightless for some weeks. This may further weaken the response to changing food resources.

Finally, the **adaptation of eiders** to forage on whole molluscs is discussed. From the energetic point of view, it would be profitable for a seaduck to forage on 6 to 7 cm mussels. This would open up an important food resource, as mussels of this size often form a high proportion of the biomass in mussel populations. An adaptation to consume these large mussels would, however, require an enlargement of the whole body of the duck which in turn would impair the ability to fly as wing load increases exponentially to body weight. Eiders are the heaviest seaducks with full flight ability. In the ecologically closely related steamer ducks, which form the only group of diving ducks larger than eiders, three out of four species are permanently flightless and the fourth species has impaired flight abilities. Body size in eiders is concluded to be a compromise between conflicting demands of foraging and flight ability.

10. Literaturverzeichnis

- Albright, J.J., R.B. Owen & P.O. Corr (1983): The effects of winter weather on the behavior and energy reserves of Black Ducks in Maine. - Trans. Northeast Sect., The Wildl. Soc. 40: 118-128.
- Alonso, J. A. & J. C. Alonso. (1992): Daily activity and intake rate patterns of wintering Common Cranes *Grus grus*. - Ardea 80: 343-352.
- Altmann, J. (1974): Observational study of behaviour: sampling methods. - Behaviour 49: 227-267.
- Andreev, A. V. & H. Lindén. (1994): Winter energetics of the Capercaillie - a methodological approach. - Orn. Fenn. 71: 33-42.
- Aschoff, J. (1966): Circadian activity pattern with two peaks. - Ecology 47: 657-662.
- Aschoff, J. (1981): Biological rhythms. - Handbook of behavioural neurobiology, Vol. 4. Plenum Press, New York.
- Ashcroft, R. (1976): A function of the pairbond in the Common Eider. - Wildfowl 27: 101-106.
- Asmus, H. (1987): Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. - Mar. Ecol. Progr. Ser. 39: 251-266.
- Asmus, H. & R. M. Asmus. (1990): Trophic relationships in tidal flat areas: To what extent are tidal flats dependent on imported food ? - Neth. J. Sea Res. 27: 93-99.
- Asmus, R. M. & H. Asmus. (1991): Mussel beds: limiting or promoting phytoplankton. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 148: 215-232.
- Austen, I. (1992): Geologisch-sedimentologische Kartierung des Königshafens (List/Sylt). - Meyniana 44: 45-52.
- Bakken, G.S. (1990): Estimating the effect of wind on avian metabolic rate with standard operative temperature. - Auk 107: 587-594.
- Barnes, G.G. & V. G. Thomas (1987): Digestive organ morphology, diet and guild structure of North American Anatidae. - Can. J. Zool. 65: 1812-1817.
- Baudinette, R.V. & P. Gill (1985): The energetics of 'flying' and 'paddling' in water: Locomotion in penguins and ducks. - J. Comp. Phys. 155: 373-380.
- Bauer, K.N. & U.N. Glutz von Blotzheim (1969): Handbuch der Vögel Mitteleuropas; Band 3: Anseriformes (2. Teil). - Frankfurt.
- Bednekoff, P. A. & A. I. Houston. (1994): Avian daily foraging patterns: effects of digestive constraints and variability. - Evol. Ecol. 8: 36-52.
- Berndt, R. K., G. Nehls & K. Kirchhoff. (1993): Eiderente - *Somateria mollissima*. - In: Berndt, R. K. & G. Busche. Vogelwelt Schleswig-Holsteins, Bd. 4: 53-73. Wachholtz Verlag, Neumünster.
- Bernstein, C., J. R. Krebs & A. Kacelnik. (1991a): Distribution of birds amongst

- habitats: theory and relevance to conservation. - in: Perrins, C. M., J. D. Lebreton & G. J. M. Hirons. Bird population studies. Oxford University Press. Oxford.
- Bernstein, C., A. Kacelnik & J. R. Krebs. (1991b): Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment II: The influence of travel costs and structure of the environment. - J. Anim. Ecol. 60: 205-226.
- Beukema, J.J. (1979): Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea: Effects of a severe winter. - Neth. J. Sea Res. 13: 203-223.
- Beukema, J.J. (1983): Quantitative data on the benthos of the Wadden Sea proper. - in: Dankers, W., H. Kühl & W.J. Wolff (eds.): Invertebrates of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam.
- Beukema, J. J. (1993): Increased mortality in alternative prey during a period when the tidal flats of the Dutch Wadden Sea were devoid of mussels. - Neth. J. Sea Res. 31: 395-406.
- Bevan, R.M. & P.J. Butler. (1992): The effects of temperature on the oxygen consumption, heart rate and deep body temperature during diving in the Tufted Duck *Aythya fuligula*. - J. exp. Biol. 163: 139-151.
- Birt-Friesen, V. L., W. A. Montevecchi, D. K. Cairns & S. A. Macko. (1989): Activity specific metabolic rates of free-living Northern Gannets and other seabirds. - Ecology 70: 357-367.
- Black, J. M. & M. Owen. (1989): Agonistic behaviour in Barnacle Goose flocks: assessments, investments and reproductive success. - Anim. Behav. 37: 199-209.
- Borkenhagen, P. (1976): Vergleichende Untersuchungen am Verdauungssystem europäischer Entenvögel (Anatidae). - Beitr. Vogelk. 22: 301-366.
- Bossi, B. (1988): Vielseitige Fischküche. - Verlag Betty Bossi, Zürich.
- Bräger, S. & G. Nehls (1987): Die Bedeutung der schleswig-holsteinischen Ostsee-Flachgründe für überwinternde Meeresenten. - Corax 12: 234-254.
- Brodsky, L.M. & P.J. Weatherhead (1984): Behavioral thermoregulation in wintering Black Ducks: roosting and resting. - Can. J. Zool. 62: 1223-1226.
- Brodsky, L.M. & P.J. Weatherhead (1985): Variability in behavioral response of wintering Black Ducks to increased energy demands. - Can. J. Zool. 63: 1657-1662.
- Brown, R.A. & R.J. O'Connor (1974): Some observations on the relationship between Oystercatchers *Haematopus ostralegus* and Cockles *Cerastoderma edule* in Strangford Lough. - Ir. Nat. J. 18 (3): 73-80.
- Brüll, H. (1963): Zur Siedlungsdichte und Ernährung der Eiderente (*Somateria mollissima*) vor Föhr. - Mitt. LJV S-H, Okt.1963.
- Brun, E. (1971): Predation of *Chlamys islandica* by Eiders. - Astarte 4: 23-29.

- Bryant, D. M. & P. Tatner. (1988): Energetics of the annual cycle of Dippers *Cinclus cinclus*. - Ibis 130: 17-38.
- Bryant, D. M. & P. Tatner. (1991): Intraspecific variation in avian energy expenditure: correlates and constraints. - Ibis 133: 236-245.
- Bub, H. (1969): Vogelfang und Vogelberingung. Bd. 4. - Wittenberg, Lutherstadt.
- Burger, J. & M. Gochfeld (1984): Seasonal variation in size and function of the nasal gland of the Franklin's Gull (*Larus pipixan*). - Comp. Biochem. Physiol. 77A: 103-110.
- Bustnes, J. O. & K. E. Erikstad. (1990): Size selection of Common Mussels, *Mytilus edulis*, by Common Eiders, *Somateria mollissima*: energy maximization or shell weight minimization ? - Can. J. Zool. 68: 2280-2283.
- Bustnes, J. O. & K. E. Erikstad. (1991): Parental care in the Common Eider (*Somateria mollissima*): factors affecting abandonment and adoption of young. - Can. J. Zool. 69: 1538-1545.
- Buttemer, W.A., A.M. Hayworth, W.W. Weathers & K.A. Nagy (1986): Time-budget estimates of avian energy expenditure: physiological and meteorological conditions. - Physiol. Zool. 59: 131-149.
- Campbell, L.H. (1978): Patterns of distribution and behaviour of flocks of seaducks wintering at Leith and Musselburgh, Scotland. - Biol. Cons. 14: 111-123.
- Camphuysen, C. J. & J. van Dijk. (1983): Zee- en kustvogels langs de Nederlandse kust, 1974-79. - Limosa 56: 83-230.
- Cantin, M., J. Bedard & H. Milne (1974): The food and feeding of Common Eiders in the St. Lawrence estuary in summer. - Can. J. Zool. 52: 319-334.
- Castro, G., N. Stoyan & J. P. Myers (1989): Assimilation efficiency in birds: A function of taxon or food type ? - Comp. Biochem. Physiol. 92A: 271-278
- Castro, G., J. P. Myers & R. E. Ricklefs. (1992): Ecology and energetics of Sanderlings migrating to four different latitudes. - Ecology 73: 833-844.
- Cayford, J.T. & J.D. Goss-Custard (1990): Seasonal changes in the size selection of Mussels, *Mytilus edulis*, by Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*: an optimality approach. - Anim. Behav. 40: 609-624.
- Cornelius, S. E. (1983): Wetland salinity and salt gland size in the Redhead *Aythya americana*. - Auk 99: 774-778.
- Costa, D.P. & G.L. Kooyman (1984): Contribution of specific dynamic action to heat balance and thermoregulation in the Sea Otter *Enhydra lutris*. - Physiol. Zool. 57: 199-203.
- Coulson, J.C. (1984): The population dynamics of the Eider Duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adult ducks. - Ibis 126: 525-543.
- Cramp, S. & K. E. L. Simmons. (1977): Handbook of the birds of Europe and the Middle East. Bd. 1. - Oxford University Press, Oxford.

- Culik, B. & R. P. Wilson. (1991a): Swimming energetics and performance of instrumented Adélie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). - J. exp. Biol. 158: 355-368.
- Culik, B. & R. P. Wilson. (1991b): Energetics of under-water swimming in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). - J. Comp. Physiol. B 161: 285-291.
- Culik, B.M., R.P. Wilson, R. Dannfeld, D. Adelung, H.J. Spairani & N.R.C. Coria (1991): Pygoscelid penguins in a swim canal. - Polar Biol. 11: 277-282.
- Culik, B., R. P. Wilson & R. Bannasch. (1993): Flipper-bands on penguins: what is the cost of a life-long commitment ? - Mar. Ecol. Prog. Ser. 98: 209-214.
- Culik, B. M., R. P. Wilson & R. Bannasch. (1994): Underwater swimming at low energetic cost by Pygoscelid penguins. - J. Exp. Biol. 197: 65-78.
- CWSS (Common Wadden Sea Secretariat). (1992): Mussel fishery in the Wadden Sea. - Working document 1991-2, revised version 1992. Wilhelmshaven.
- Daan, S. & P. Koene (1981): On the timing of foraging flights by Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, on tidal mudflats. - Neth. J. Sea Res. 15: 1-22.
- Daan, S., D. Masman & A. Groenewold. (1990): Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature. - Am. J. Physiol 259: R333-R340.
- Dame, R. F. (1993): The role of bivalve filter feeder material fluxes in estuarine ecosystems. - In: Dame, R. F. (Ed.). Bivalve filter feeders in estuarine and ecosystem processes. NATO ASI Series, G 33. Springer, Berlin.
- Dankers, N. (1993): Integrated estuarine management - obtaining a sustainable yield of bivalve resources while maintaining environmental quality. - In: Dame, R. F. (Ed.). Bivalve filter feeders in estuarine and ecosystem processes. NATO ASI Series, G 33. Springer, Berlin.
- Dankers, N., K. Koelemaij & J. Zegers (1989): De role van de mossel en de mosselcultuur in het ecosysteem van de Waddenzee. - RIN-Rapport 89/9, Texel.
- Davidson, P. E. (1967): A study of Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.) in relation to the fishery for Cockles (*Cardium edule* L.) in the Burry Inlet, south Wales. - Fishery investigations. Series II Vol. XXV, 7.
- Davidson, P.E. (1967): The Oystercatcher as a predator of commercial fisheries. - Ibis 109: 473-474.
- Davies, N. B. & A. I. Houston. (1984): Territory economics. In: Krebs, J. R. & N. B. Davies. (Hrsg.): Behavioural ecology: an evolutionary approach. 2. Ausgabe. Blackwell, Oxford.
- Dawkins, R. & J. R. Krebs. (1979): Arms races between and within species. - Proc. Roy. Soc. B 205: 489-511.
- De Leeuw, J. J. & M. R. van Eerden. (1992): Size selection in diving Tufted Ducks *Aythya fuligula* explained by differential handling of small and large mussels

- Dreissena polymorpha*. - Ardea 80: 353-362.
- Dietrich, G. & R. Köster. (1974): Geschichte der Ostsee. - In: Maagard, L. & G. Rheinheimer (Hrsg.). Meereskunde der Ostsee. Springer Verlag, Berlin.
- Dijkstra, C., A. Bult, S. Bijlsma, S. Daan, T. Meijer & M. Zijlstra. (1990): Brood size manipulations in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): effects on offspring and parent survival. - J. Anim. Ecol. 59: 269-286.
- Dörjes, J. (1980): Auswirkung des kalten Winters 1978/79 auf das marine Makrobenthos. - Natur und Museum 110: 109-115.
- Draulans, D. (1982): Foraging and size selection of mussels by the Tufted Duck, *Aythya fuligula*. - J. Anim. Ecol. 51: 943-956.
- Draulans, D. (1984): Sub-optimal mussel selection by Tufted Ducks *Aythya fuligula*: test of a hypothesis. - Anim. Behav. 32: 1192-1196.
- Drent, R. & S. Daan. (1980): The prudent parent: energetic adjustment to avian breeding. - Ardea 68: 225-252.
- Drent, R. & T. Piersma. (1990): An exploration of the energetics of leap-frog migration in arctic breeding waders. - In: Gwinner, E. (Ed.): Bird migration. The Physiology and Ecophysiology. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Drent, R., B. Ebbsing & B. Weijand (1981): Balancing the energy budgets of Arctic-breeding geese throughout the annual cycle. - Verh. Orn. Ges. Bayern 23: 239-264.
- Drent, R. H. & H. H. T. Prins. (1987): The herbivore as a prisoner of its food supply. - In: Andel, J. van (Hrsg.). Disturbance in grasslands. Junk Publishers, Dordrecht.
- Drinnan, R. E. & H. A. Cole. (1957): Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) as pests of cockle and mussel beds. - Nat. in Wales 3: 499-503.
- Dunthorn, A.A. (1971): The predation of cultivated Mussels by Eiders. - Bird Study 18: 107-112.
- Durell, S.E.A. Le V. dit & J.D. Goss-Custard (1984): Prey-selection within a size-class of Mussels, *Mytilus edulis*, by Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. - Anim. Behav. 32:1197-1203.
- Eerden, M. van (1984): Waterfowl movements in relation to food stocks. - In: Evans, P. G., J. D. Goss-Custard & W. G. Hale (Hrsg.): Coastal waders & wildfowl in winter. Cambridge University Press.
- Eisma, D. (1983): Natural forces. - In: Wolff, W. J. (Hrsg.). Ecology of the Wadden Sea, Vol. 1: 20-31. Balkema, Rotterdam.
- Ens, B. & J.D. Goss-Custard (1984): Interference among Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on Mussels *Mytilus edulis* on the Exe Estuary. - J. Anim. Ecol. 46: 543-554.
- Erasmus. T., D. H. Thomas & G. I. H. Kerley. (1988): Osmoregulation by pelagic seabirds. - Acta XIX Congr. Internat. Ornithol. (Ottawa): 1489-1497.

- Ericson, P. G. (1987): Osteology of the Eider. Statens Historiska Museum, Stockholm.
- Erikstad, K. E. & J. O. Bustnes. (1994): Clutch size determination in Common Eiders: an egg removal and egg addition experiment. - J. Avian Biol. 25: 215-218.
- Exo, K. M., U. Eggers, R. Laschefske-Sievers & G. Scheiffarth. (1992): Monitoring activity patterns using a microcomputer-controlled radiotelemetry system, tested for waders (*Charadrii*) as an example. - In: Priede, I. G. & S. M. Swift. (Eds.). Wildlife telemetry, remote monitoring and tracking of animals. pp. 79-87. Ellis Horwood, Chichester.
- Frimer, O. (1994): Moulting ecology of King Eiders *Somateria spectabilis*. - Ph. D. Thesis, Univ. Copenhagen.
- Furness, R. W. & P. Monaghan. (1987): Seabird ecology. - Blackie, Glasgow.
- Gabrielsen, G. W., F. Mehlum, H. E. Karlsen, O. Andresen & H. Parker. (1991): Energy cost during incubation and thermoregulation in the female Common Eider *Somateria mollissima*. - Norsk Polarinst. Skrift. 195: 51-62.
- Galbraith, C. A. (1987): Eider *Somateria mollissima* predation of cultivated mussels *Mytilus edulis*. - Ph.D. Thesis, Univ. Aberdeen.
- Ginn, H. B. & D. S. Melville. (1983): Moulting in birds. - BTO Guide 19. Tring.
- Giroux, J.F., D.V. Bell, S. Percival & R.W. Summers (1990): Tail-mounted radio transmitters for waterfowl. - J. Field Ornithol. 61: 303-309.
- Goldstein, D.L. (1983): The effect of wind on avian metabolic rate, with particular reference to Gambel's Quail. - Physiol. Zool. 56: 485-492.
- Goldstein, D.L. (1988): Estimates of daily energy expenditure in birds: The time - energy budget as an integrator of laboratory and field studies. - Am. Zool. 28: 829-844.
- Gorman, M. F. (1970): The daily pattern of display in a wild population of Eider Duck. - Wildfowl 21: 105-107.
- Gosling, E. (1992): The Mussel *Mytilus*: Ecology, physiology, genetics and culture. - Elsevier, Amsterdam.
- Goss-Custard, J.D. (1980): Competition for food and interference among waders. - Ardea 68: 31-52.
- Goss-Custard, J.D. & S. E. A. le V. dit Durell (1984): Feeding ecology, winter mortality and population dynamics of Oystercatchers on the Exe estuary. - In: Evans, P. R., J. D. Goss-Custard & W. G. Hale (Eds.): Coastal waders and wildfowl in winter. Cambridge University Press.
- Goss-Custard, J. D., A. D. West & S. E. A. Le. v. dit Durell. (1993): The availability and quality of the Mussel prey (*Mytilus edulis*) of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). - Neth. J. Sea Res. 31: 419-439.
- Goudie, R.I. & C.D. Ankney (1986): Body size, activity budgets, and diets of

- seaducks wintering in Newfoundland. - Ecology 67: 1475-1482.
- Goudie, R. I. & P. C. Ryan. (1991): Diets and morphology of digestive organs of five species of Sea Ducks wintering in Newfoundland. - J. Yamashina Inst. Ornithol. 22: 1-8.
- Green, B. & R. P. Gales. (1990): Water, sodium, and energy turnover in free-living penguins. - In: Davis, L. S. & J. T. Darby. (Hrsg.) Penguin Biology, Academic Press. P- 245-268.
- Grémillet, D. & D. Schmid. (1993): Zum Nahrungsbedarf des Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis*). - Gutachten im Auftrag des Ministeriums für Natur, Umwelt und Landesentwicklung des Landes Schleswig-Holstein. Kiel. 55 S.
- Guillemette, M., J. H. Himmelman, C. Barette & A. Reed. (1993): Habitat selection by Common Eiders in winter and its interaction with flock size. - Can. J. Zool. 71: 1259-1266.
- Guillemette, M., R. C. Ydenberg & J. H. Himmelman. (1992): The role of energy intake rate in prey and habitat selection of Common Eiders *Somateria mollissima* in winter: a risk-sensitive interpretation. - J. Anim. Ecol. 61: 599-610.
- Haaften, J. L. van (1983): The Grey Seal (*Halichoerus grypus*). - in: Wolff, W. J. (Hrsg.). Ecology of the Wadden Sea Bd. 2. Balkema, Rotterdam.
- Hario, M. & K. Selin (1986): A 30 year change in the breeding time of the Common Eider in the Gulf of Finland. - Suomen Riista 33: 19-25.
- Herbers, J.M. (1981): Time resources and laziness in animals. - Oecologia 49: 252-262.
- Hertzler, I. (1995): Nahrungsökologische Bedeutung von Miesmuschelbänken für Vögel (Laro-Limikolen) im Nordfriesischen Wattenmeer. - Diplomarbeit, Universität Göttingen.
- Høpner Petersen, G. (1984): Energy flow in comparable aquatic ecosystems from different climatic zones. - Rapp. P. v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 183: 119-125.
- Houston, A. I. & C. Carbone. (1992): The optimal allocation of time during the diving cycle. - Behav. Ecol. 3: 255-265.
- Houston, A.J. & J.M. McNamara (1985): A general theory of central place foraging for single-prey loaders. - Theor. Popul. Biol. 28: 233-262.
- Hughes, M. R. (1970): Relative kidney size in nonpasserine birds with functional salt glands. - Condor 72: 164-168.
- Hughes, M. R. (1991): Integration of avian osmoregulatory systems: an overview. - Acta XX Congr. Int. Ornithol. p. 2138 - 2146.
- Humphrey, P. S. & B. C. Livezey. (1982): Flightlessness in Flying Steamer-Ducks. - Auk 99: 368-372.

- Hüppop, O. (1987): Der Einfluß von Wachstum, Thermoregulation und Verhalten auf den Energiehaushalt der Silbermöwe (*Larus argentatus* Pont. 1763). - Dissertation, Universität Hamburg; 173 S.
- ICES (1994): Report of the study group on seabird/fish interactions. Copenhagen, 6-10 September 1993. Copenhagen.
- Jacobs, J. (1974): Quantitative measurements of food selection. A modification of the Forage ratio and Ivlev's Electivity Index. - *Oecologia* 14: 413-417.
- Jehl, J. R. jr. (1990): Aspects of the molt migration. - In: Gwinner, E. (Ed.): Bird migration. The Physiology and Ecophysiology. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Jenssen, B.M. & M. Ekker (1989): Thermoregulatory adaptations to cold in winter-acclimatized Long-tailed ducks (*Clangula hyemalis*). - in: Bech, C. & R.E. Reinertsen (eds.): Physiology of cold adaptation in birds. Plenum Press, New York; S. 147-152.
- Jenssen, B.M., M. Ekker & C. Bech (1989): Thermoregulation in winter-acclimatized Common Eiders (*Somateria mollissima*) in air and water. - *Can. J. Zool.* 67: 669-673.
- Jobling, M. (1983): Towards an explanation of specific dynamic action (SDA). - *J. Fish Biol.* 23: 549-555.
- Joensen, A.H. (1973): Moults migration and wing-feather moult of seaducks in Denmark. - *Dan. Rev. Game Biol.* 8: 1-42.
- Joensen, A.H. (1974): Waterfowl populations in Denmark 1965-73. - *Dan. Rev. Game Biol.* 9 (1): 1-209.
- Johnsgard, P. A. (1978): Ducks, Geese and Swans of the world. - University of Nebraska Press, Lincoln.
- Jorde, D. G. & R. B. Owen Jr. (1988): The need for nocturnal activity and energy budgets of waterfowl. - In: Weller, M. W. (Hrsg.): Waterfowl in winter. Univ. Minnesota Press, S. 169-180.
- Juanes, F. (1992): Why do decapod crustaceans prefer small-sized molluscan prey. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 87: 239-249.
- Juanes, F. & E. B. Hartwick. (1990): Prey size selection in dungeness crabs: the effect of claw damage. - *Ecology* 71: 744-758.
- Kacelnik, A., A. I. Houston & P. Schmid-Hempel. (1986): Central-place foraging in Honey Bees: the effect of travel time and nectar flow on crop filling. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19:19-24.
- Kacelnik, A., J. R. Krebs & C. Bernstein. (1992): The ideal free distribution and predator-prey populations. - *Trends Ecol. Evol.* 7: 50-55.
- Kallenborn, R., E. Hartwig & H. Hühnerfuss. (1994): Vergleich der Nahrung von Eiderenten (*Somateria mollissima*) aus Oehe-Schleimünde mit Ergebnissen aus unterschiedlichen Nord- und Ostseegebieten. - *Seevogel* 15: 31-37.

- Kamermans, P. (1992): Growth limitation in intertidal bivalves of the Dutch Wadden Sea. - Ph.D. Thesis, Univ. Groningen.
- Karasov, W. H. (1990): Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. - *Stud. Avian Biol.* 13: 391-415.
- Kehoe, F. P. & C. D. Ankney. (1985): Variation in digestive organ size among five species of diving ducks (*Aythya spp.*). - *Can. J. Zool.* 63: 2339-2342.
- Kempf, N., D.M. Fleet, H.-U. Rösner & P. Prokosch (1989): Brut- und Rastvogelzählungen im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer. - Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Tönning.
- Kenward, R. E. & R. M. Sibly. (1977): A Woodpigeon (*Columba palumbus*) feeding preference explained by a digestive bottleneck. - *J. Appl. Ecol.* 14: 815-826.
- Kenward, R. (1987): Wildlife radio tagging. - London.
- Kersten, M. & T. Piersma (1987): High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptation to an energetically expensive way of life. - *Ardea* 75: 175-187.
- Ketzenberg, C. (1991): Nahrungsökologie der Eiderente (*Somateria mollissima*, L. 1758) im Königshafen bei List/Sylt. - Diplomarbeit, Univ. Kiel.
- Ketzenberg, C. (1993): Auswirkungen von Störungen auf nahrungssuchende Eiderenten (*Somateria mollissima*) im Königshafen/Sylt. - *Corax* 15: 241-244.
- King, J. R. (1974): Seasonal allocation of time and energy resources in birds. - In: Paynter, R.A. (Hrsg.): Avian energetics. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Mass.
- King, J.R. (1980): Energetics of avian moult. - in: Nöhring, R. (ed.): Acta XVII Congr. Intern. Ornithol.: 312-317.
- King, J.R. & M.E. Murphy (1985): Periods of nutritional stress in the annual cycle of endotherms: fact or fiction. - *Amer. Zool.* 25: 955-964.
- Kirchhoff, K. (1979): Nahrungsökologische Untersuchungen an benthosfressenden Enten in der Hohwachter Bucht. - Diplomarbeit, Universität Kiel; 105 pp.
- Kirkeby, J. (1975): Det var da en løgerlig Ederfugl. - *Feltornitologen* 17: 5-13.
- Kirkwood, J. K. (1983): A limit to metabolizable energy consumption in mammals and birds. - *Comp. Biochem. Physiol.* 75A: 1-5.
- Kleiber, M. (1961): The fire of life. - Wiley, New York.
- Korschgen, C.E. (1977): Breeding stress of female Eiders in Maine. - *J. Wildl. Mgmt.* 41: 360-373.
- Krebs, J. R. & A. Kacelnik. (1991): Decision-making. - In: Krebs, J. R. & N. B. Davies (Hrsg.). Behavioural ecology: An evolutionary approach. 3. Ausgabe. Blackwell, Oxford.
- Lasiewski, R.C. & W.R. Dawson (1967): A re-examination of the relation between

standard metabolic rate and body weight in birds. - Condor 69: 13-23.

- Laursen, K. (1989): Estimates of Sea Duck Winter Populations of the Western Palearctic. - Dan. Rev. Game Biol. 13 (6): 1-22.
- Laursen, K. & J. Frikke (1987): Foreløbig undersøgelse af ederfugle i relation til fiskeri af blåmuslinger i Vadehavet. Rapport nr.11 fra Vildtbiologisk Station, Landbrugsministeriets Vildtforvaltning.
- Le Maho, Y., J.-P. Robin, Y. Cherel, Y. Handrich & R. Groscoloas. (1991): Long-term fasting in penguins as a nutritional adaptation to breed or molt. Acta XX Congr. Int. Ornithol., S. 2177-2185.
- Lill, A. (1991): Behavioural energetics of overwintering Rifleman, *Acanthsitta chloris*. - Aust. J. Zool. 39: 643-54.
- Lindström, Å., G. H. Visser & S. Daan. (1993): The energetic costs of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. - Physiol. Zool. 66: 490-510.
- Livezey, B.C. & P.S. Humphrey (1986): Flightlessness in Steamer-Ducks (Anatidae - Tachyeres): its morphological bases and probable evolution. - Evolution 48: 548-558.
- Livezey, B.C. (1989): Feeding morphology, foraging behavior and foods of Steamer Ducks (Anatidae: Tachyeres). - Occasional Papers of the Museum of Natural History. The University of Kansas, Lawrence, Kansas 126: 1-41.
- Looft, V. & T. Neumann. (1981): Seeadler - *Haliaetus albicilla*. - In: Looft, V. & G. Busche. Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd. 2: Greifvögel. Wachholtz, Neumünster.
- Loonen, M. J. J. E., M. Zijlstra & M. R. van Eerden. (1991): Timing of wing moult in Greylag Geese *Anser anser* in relation to the availability of their food plants. - Ardea 79: 253-260.
- Lovvorn, J. R. & D. R. Jones. (1991): Body mass, volume, and buoyancy of some aquatic birds, and their relation to locomotor strategies. - Can. J. Zool. 69: 2888-2892.
- Lovvorn, J. R. & D. R. Jones. (1991): Effects of body size, body fat, and change of pressure with depth on buoyancy and costs of diving in ducks (*Aythya* spp.). - Can. J. Zool. 69: 2879-2887.
- Lovvorn, J. R. & D. R. Jones. (1994): Biomechanical conflicts between adaptations for diving and aerial flight in estuarine birds. - Estuaries 17: 62-75.
- Lovvorn, J. R., D. R. Jones & R. W. Blake. (1991): Mechanics of underwater locomotion in diving ducks: Drag, buoyancy and acceleration in a size gradient of species. - J. Exp. Biol. 159: 89-108.
- Lutz, R.A. (1980): Mussel Culture and Harvest: A North American Perspective. - Developments in Aquaculture and Fisheries Science 7; pp 350. Elsevier Publ. Co., Amsterdam, Oxford & New York.
- MacArthur, R. A. & K. L. Campbell. (1994): Heat increment of feeding and its

- thermoregulatory benefit in the Muskrat (*Ondatra zibethicus*). - J. Comp. Physiol. B 164: 141-146.
- Madge, S. & H. Burn. (1988): Wildfowl. - Helm, London.
- Madsen, F.J. (1954): On the food habits of the diving ducks in Denmark. - Dan. Rev. Game Biol. 2: 157-226.
- Madsen, J. (1988): Autumn feeding ecology of herbivorous wildfowl in the Danish Wadden Sea and impact of food supplies and shooting on movements. - Dan. Rev. Game Biol. 13 (4).
- Mahoney, S.A. & J.R. Jehl jr. (1985): Adaptations of migratory shorebirds to highly saline and alkaline lakes: Wilson's Phalarope and American Avocet. - Condor 87: 520-527.
- Mahoney, S.A. & J.R. Jehl jr. (1985): Avoidance of salt-loading by a diving bird at a hypersaline and alkaline lake: Eared Grebe. - Condor 87: 389-397.
- Markussen, N. H., M. Ryg & N. A. Øritsland. (1994): The effect of feeding on the metabolic rate in Harbour Seals (*Phoca vitulina*). - J. Comp. Physiol. B 164: 89-93.
- Marsh, R. L. & W. R. Dawson. (1989): Avian adjustment to cold. - In: Wang, L. C. H. (Ed.). Advances in Comparative and Environmental Physiology. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Martin, P. & P. Bateson. (1993): Measuring behaviour. 2. Aufl. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Masman, D., S. Daan & C. Dijkstra. (1988): Time allocation in the Kestrel (*Falco tinnunculus*) and the principle of energy minimization. - J. Anim. Ecol. 57: 411-432.
- Masman, D., S. Daan & M. Dietz (1989): Heat increment of feeding in the Kestrel, *Falco tinnunculus*, and its natural seasonal variation. - in: Bech, C. & R.E. Reinertsen (eds.): Physiology of cold adaptation in birds. Plenum Press, New York; S. 123-136.
- Mayhew, P.W. (1988): The daily energy intake of European Wigeon in winter. - Ornith. Scand. 19: 217-223.
- McArthur, P. D. & M. C. Gorman. (1978): The salt gland of the incubating Eider Duck (*Somateria mollissima*): the effects of natural salt deprivation. - J. Zool. 184: 83-90.
- McFarland, D.J. (1977): Decision making in animals. - Nature 269: 15-21.
- McGrorty, S., R.T. Clarke, C.J. Reading & J.D. Goss-Custard (1990): Population dynamics of the Mussel *Mytilus edulis*: density changes and regulation of the population in the Exe estuary, Devon. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 67: 157-169.
- McLaughlin, R. L. & R. D. Montgomerie. (1990): Flight speeds of parent birds feeding nestlings: maximization of foraging efficiency or food delivery rate? Can.

- J. Zool. 68: 2269-2274.
- McNamara, J. M., A. I. Houston & S. L. Lima. (1994): Foraging routines of small birds in winter: A theoretical investigation. - J. Avian Biol. 25: 287-302.
- McNeil, R., P. Drapeau & J. D. Goss-Custard. (1992): The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. - Biol. Rev. 647: 381-419.
- Meienberger, C. & C. Dauberschmidt. (1992): Kann die "Spezifisch Dynamische Wirkung" einen Beitrag zur Thermoregulation körnerfressender Singvögel leisten ? - J. Orn. 133: 33-42.
- Meire, P. (1993): Wader populations and macrozoobenthos in a changing estuary: the Oosterschelde. - Ph.D. Thesis, Univ. Gent.
- Meire, P. & A. Ervynck (1986): Are Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) selecting the most profitable mussels (*Mytilus edulis*) ? - Anim. Behav. 34: 1427-1435.
- Meißner, J. (1992): Untersuchungen zum Vorkommen überwinternder Meeresenten in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot in der Kieler Bucht, - Diplomarbeit, Universität Kiel.
- Meißner, J. & S. Bräger (1990): The feeding ecology of wintering Eiders (*Somateria mollissima*) and Common Scoters (*Melanitta nigra*) on the Baltic Sea coast of Schleswig-Holstein, FRG. - Wader Study Group Bull. 58: 10-12.
- Meunier, K. (1951): Korrelation und Umkonstruktion in den Größenbeziehungen zwischen Vogelflügel und Vogelkörper. - Biol. Gen. 19: 403-443.
- Meunier, K. (1959): Die Allometrie des Vogelflügels. - Zeitschr. wiss. Zool. 161:444-482.
- Michalis, H. (1993): Miesmuschelbestände der niedersächsischen Watten. - Dienstbericht der Forschungsstelle Küste, Norderney.
- Michaelis, H. & M. Herlyn (1994): Struktur und Funktion von Miesmuschelpopulationen im Wattenmeer. - Zwischenbericht Juli-Dezember 1994, Ökosystemforschung Niedersächsisches Wattenmeer, Norderney.
- Milinski, M. & G. A. Parker. (1991): Competition for resources. - In: Krebs, J. R. & N. B. Davies (Hrsg.). Behavioural ecology: An evolutionary approach. 3. Ausgabe. Blackwell, Oxford.
- Milligan, L. P. & B. W. McBride. (1985): Energy costs of ion pumping by animal tissues. - J. Nutrit. 115: 1374-1382.
- Milne, H. (1976): Body weights and carcass composition of the Common Eider. - Wildfowl 27: 115-122.
- Milne, H. & G.M. Dunnet. (1972): Standing crop, productivity, and trophic relations of the fauna of Ythan estuary, Aberdeenshire. - in: Barnes & Green (eds.): The Estuarine Environment. Appl. Sci. Publ. Ltd., London : 86-106.
- Monaghan, P. (1980): Dominance and dispersal between feeding sites in the Herring Gull (*Larus argentatus*). - Anim. Behav. 28: 521-527.

- Mortensen, A. & A. S. Blix. (1986): Seasonal changes in resting metabolic rate and mass specific conductance in Svalbard Ptarmigan, Norwegian Rock Ptarmigan and Norwegian Willow Ptarmigan. - Orn. Scand. 17: 8-13.
- Morton, J.M., A.C. Fowler & R.L. Kirkpatrick. (1989): Time energy budgets of American Black Ducks in winter. - J. Wildl. Mgmt. 53: 401-410.
- Mudge, G.P. & P.S. Allen (1980): Wintering seaducks in the Moray and Dornoch Firths, Scotland. - Wildfowl 31: 123-130.
- Mugaas, J. N. & J. R. King. (1981): Annual variation of the daily energy expenditure by the Black-billed Magpie: a study of thermal and behavioural energetics. - Stud. Avian Biol. 5.
- Nagy, K.A., W.R. Siegfried & R.P. Wilson. (1984): Energy utilization by free-ranging Jackass Penguins, *Spheniscus demersus*. - Ecology 65: 1648-1655.
- Naumann, J.F. (1819): Ornithologische Bemerkungen und Beobachtungen als Resultate einer Reise durch Dithmarschen und Nordfriesland im Jahre 1819. - NF-Jahrbuch 11 (1975): 155-177,
- Nehls, G. (1989): Occurrence and food consumption of the Common Eider *Somateria mollissima* in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. - Helg. Meeresunters. 43:
- Nehls, G. (1991): Bestand, Jahresrhythmus und Nahrungsökologie der Eiderente (*Somateria mollissima* L. 1758) im schleswig-holsteinischen Wattenmeer. - Corax 14: 146-209.
- Nehls, G. (1994): Einfluß des Schiffsverkehrs im Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer auf die Bestände mausernder Enten. - Gutachten im Auftrag des Landesamtes für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer.
- Nehls, G., S. Bräger, J. Meißner & M. Thiel (1988): Zum Vorkommen der Eiderente, *Somateria mollissima*, an der deutschen Nordseeküste. - Corax 13: 41-58.
- Nehls, G., N. Kempf & M. Thiel. (1992): Bestand und Verteilung mausernder Brandenten (*Tadorna tadorna*) im deutschen Wattenmeer. - Vogelwarte 36: 221-232.
- Nehls, G. & M. Thiel. (1993): Large-scale distribution patterns of the Mussel *Mytilus edulis* in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein: do storms structure the ecosystem ? - Neth. J. Sea Res. 31: 181-187.
- Newell, C. R. (1990): The effects of Mussel (*Mytilus edulis*, Linnaeus, 1758) position in seeded bottom patches on growth at subtidal lease sites in Maine. - J. Shellfish Res. 9: 113-118.
- Newton, I. (1980): The role of food in limiting bird numbers. - Ardea 68: 11-30.
- Newton, I. (1992): Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behaviour. - Biol. Rev. 67: 129-173.
- Noer, H. (1991): Distributions and movements of Eider *Somateria mollissima* popu-

- lations wintering in Danish waters, analysed from ringing recoveries. Dan. Rev. Game Biol. 14 (3).
- Norton-Griffiths, M. (1967): Some ecological aspects of the feeding behaviour of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* on the Edible Mussel *Mytilus edulis*. - Ibis 109: 412-424.
- Nyström, K. G. K., O. Pehrsson & D. Broman (1991): Food of Juvenile Common Eiders (*Somateria mollissima*) in Areas of High and Low Salinity. - Auk 108: 250-256.
- Nyström, K.G.K. & O. Pehrsson (1988): Salinity as a constraint affecting food and habitat choice of mussel-feeding diving ducks. - Ibis 130: 94-110.
- Oberlag, D.F., P.J. Pekins & W.M. Mantz (1990): Influence of seasonal temperatures on Wild Turkey metabolism. - J. Wildl. Mgmt. 54: 663-667.
- Owen, M., L. Wells & J. M. Black. (1992): Energy budgets of wintering Barnacle Geese: effects of declining food resources. - Orn. Scand. 23: 451-458.
- Paladino, F. V. & J. R. King. (1984): Thermoregulation and oxygen consumption during terrestrial locomotion by White-crowned Sparrow *Zonotrichia leucophrys gambelii*. - Physiol. Zool. 57: 226-236.
- Parker, G. A. & J. Maynard Smith. (1990): Optimality theory in evolutionary biology. - Nature 348: 27-33.
- Parker, H. & H. Holm (1990): Patterns of nutrient and energy expenditure in female Common Eiders nesting in the high arctic. - Auk 107: 660-668.
- Patterson, I. J. (1980): Territorial behaviour and the limitation of population density. Ardea 68: 53-62.
- Payne, R.B. (1972): Mechanisms and control of molt. - in: Farner, O.S. & J.R. King (eds.): Avian Biology Vol. 2. Academic Press, New York; p. 103-155.
- Peaker, M. & J.L. Linzell (1975): Salt Glands in Birds and Reptiles. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Pedroli, J.C. (1982): Activity and time budget of Tufted Ducks on Swiss lakes during winter. - Wildfowl 33: 105-112.
- Pekins, P. J., J. A. Gessaman & F. G. Lindzey. (1994): Field metabolic rate of Blue Grouse during winter. - Can. J. Zool. 72: 227-231.
- Peters, R.H. (1983): The ecological implication of body size. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Peterson, C. H. & R. Black. (1987): Resource depletion by active suspension feeders on tidal flats: Influence of local density and tidal elevation. - Limnol. Oceanogr. 32: 143-166.
- Peterson, C.H., K.A. Nagy & J. Diamond. (1990): Sustained metabolic scope. - Proc. Nat. Acad. Sciences 87: 2324-2328.
- Pethon, P. (1967): Food and feeding habits of the Common Eider *Somateria*

- mollissima*. - Nytt. Mag. Zool. 15: 97-111.
- Pianka, E. (1994): Evolutionary ecology. 5. Aufl. - Harper Collins, New York.
- Piersma, T. (1994): Close to the edge: Energetic bottlenecks and the evolution of migratory pathways in knots. - Ph.D. Thesis, University of Groningen.
- Piersma, T., A. Koolhaas & A. Dekinga. (1993a): Interactions between stomach structure and diet choice in shorebirds. - Auk 110: 552-564.
- Piersma, T., R. Hoekstra, A. Dekinga, A. Koolhaas, P. Wolf, P. Battley & P. Wiersma. (1993b): Scale and intensity of intertidal habitat use by Knots *Calidris canutus* in the western Wadden Sea in relation to food, friends and foes. Neth. J. Sea Res. 31: 331-357.
- Piersma, T., Y. Verkuil & I. Tulp. (1994): Resources for long-distance migration of Knots *Calidris canutus islandica* and *C.c.canutus*: how broad is the temporal exploitation window of benthic prey in the western and eastern Wadden Sea. - Oikos 71: 393-407.
- Pihl, S., K. Laursen, J. P. Hounisen & J. Frikke. (1992): Landsdaekkende optælling af vandfugle fra flyvemaskine, januar/februar 1991 og januar/marts 1992. - Danmarks Miljøundersøgelser. Faglig rapport fra DMU, nr. 44.
- Player, P.V. (1971): Food and feeding habits of the Common Eider at Seafield, Edinburgh, in winter. - Wildfowl 22: 100-106.
- Ploeger, P.L. (1968): Geographical differentiation in arctic Anatidae as a result of isolation during the last glacial. - Ardea 56: 1-159.
- Poehlmann, E. T. & E. S. Horton. (1989): The impact of food intake and activity on energy expenditure. - Nutr. Rev. 47: 129-137.
- Poot, M. & T. Piersma. (1994): Energy expenditure of a widely ranging shorebird, the Knot *Calidris canutus*, measured by stable isotope turnover under simulated field conditions. - In: Piersma, T. Close to the edge: energetic bottlenecks and the evolution of migratory pathways in Knots.
- Prange, H.D. & K. Schmidt-Nielsen (1970): The metabolic costs of swimming in ducks. - J. Exp. Biol. 53: 763-777.
- Prejs, A., K. Lewandowski & A. Stanczykowska-Piotrowska (1990): Size-selective predation by Roach (*Rutilus rutilus*) on Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*): field studies. - Oecologia 83: 378-384.
- Price, H. A. (1982): An analysis of factors determining seasonal variation in the byssal attachment strength of *Mytilus edulis*. - J. mar. biol. Ass. UK 62: 147-155.
- Prop, J. & C. Deerenberg. (1991): Spring staging in Brent Geese *Branta bernicla*: feeding constraints and the impact of diet on the accumulation of body reserves. - Oecologia 87: 19-28
- Prop, J. & T. Vulink. (1992): Digestion by Barnacle Geese in the annual cycle: the interplay between retention time and food quality. - Funct. Ecol. 6: 180-189.

- Pulfrich, A. (1995): Reproduction and recruitment in Schleswig-Holstein Wadden Sea Edible Mussel (*Mytilus edulis* L.) populations. - Dissertation, Univ. Kiel.
- Pulliam, R. H. & T. Caraco (1984): Living in groups: Is there an optimal group size? In: Krebs, J. R. & N. B. Davies (Eds.): Behavioural Ecology: an evolutionary approach. 2. Ausgabe. Blackwell, Oxford.
- Raffaelli, D., C. Falcy & C. Galbraith. (1990): Eider predation and the dynamics of mussel bed communities. - In: Barnes, M. & R. N. Gibson. Trophic relations in the marine environment, p. 157-169. Aberdeen Univ. Press.
- Raikow, R.J., L. Bicanovsky & A.H. Bledsoe (1973): Forelimb mobility and the evolution of wing-propelled diving in birds. - Auk 105: 446-451.
- Reichstein, H. (1986): Vergleichende Betrachtungen zur Avifauna frühgeschichtlicher Siedlungen im nordwestdeutschen Küstengebiet. - Offa 43: 95-103.
- Reise, K. (1985): Tidal flat ecology. - Springer Verlag.
- Reise, K., E. Herre & M. Sturm. (1994): Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. - Helgol. Meeresunters. 48: 201-215.
- Ricklefs, R. (1991): Structures and transformations of life histories. - Funct. Ecol. 5: 174-183.
- Rijnsdorp, A., S. Daan & C. Dijkstra. (1981): Hunting in the Kestrel, *Falco tinnunculus*, and the adaptive significance of daily habits. - Oecologia 50: 391-406.
- Rintamäki, H., S. Saarela, A. Marjakangas & R. Hissa (1983): Summer and winter temperature regulation in the Black Grouse *Lyrurus tetrix*. - Physiol. Zool. 56: 152-159.
- Rohwer, F. C. & M. G. Anderson. (1988): Female-biased philopatry, monogamy, and the timing of pair formation in migratory waterfowl. - In: Johnston, R. F. (Hrsg.). Current Ornithology, Vol. 5.
- Rösner, H.-U., M. van Roomen, P. Südbeck & L. M. Rasmussen. (1994): Migratory waterbirds in the Wadden Sea 1992/93. - CWSS, Wilhelmshaven.
- Ruth, M. (1994): Untersuchungen zur Biologie und Fischerei von Miesmuscheln im Nationalpark "Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer". - Unveröff. Bericht Ökosystemforschung Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Kiel.
- Salomonsen, F. (1968): The moult migration. - Wildfowl 19: 5-24.
- Samtleben, C. (1977): Klappenwachstum und Entwicklung von Größenverteilungen in Populationen von *Mytilus edulis* L. - Meyniana 29: 51-69.
- Sayler, R. D. & A. D. Afton. (1981): Ecological aspects of Common Goldeneyes *Bucephala clangula* on the upper Mississippi River. - Orn. Scand. 12: 99-108.
- Schmid-Hempel, P. (1987): Efficient nectar collection by Honeybees: I. Economic models. - J. Anim. Ecol. 57: 209-218.

- Schmid-Hempel, P., A. Kacelnik & A. I. Houston. (1985): Honeybees maximize efficiency by not filling their crop. - Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 61-66.
- Schmidt-Nielsen, K. (1960): The salt-secreting gland of marine birds. - Circulation 21:955-967.
- Schmidt-Nielsen, K. (1990): Animal Physiology. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Schoener, T.W. (1971): Theory of feeding strategies. - Ann. Rev. Ecol. Syst. : 369-404.
- Schoener, T. W. (1987): A brief history of optimal foraging ecology. - In: Kamil, A. C., J. R. Krebs & H. R. Pulliam (Hrsg.). Foraging behavior. Plenum Press, New York.
- Sedinger, J. S., R. G. White & W. E. Hauer. (1992): Heat increment of feeding and partitioning of dietary energy in yearling Black Brant. - Can. J. Zool. 70: 1047-1051.
- Seaman, M. & M. Ruth. (): The molluscan fishery of Germany. - Mar. Fish. Rev., im Druck.
- Seed, R. & R. Suchanek. (1992): Population and community ecology of *Mytilus*. In: Gosling, E. (Hrsg.): The Mussel *Mytilus*: Ecology, physiology, genetics and cultures. Elsevier, Amsterdam.
- Skadhauge, E. (1981): Osmoregulation in birds. - Springer Verlag, Berlin.
- Simek, V. (1975): Specific dynamic action of a high protein diet and its significance for thermoregulation in the Golden Hamster. - Physiol. bohemoslov. 24: 421-424.
- Smit, C. (1983): Production of biomass by invertebrates and consumption by birds in the dutch Wadden Sea area. - in: Wolff, W.J. (ed.): Ecology of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam.
- Spurr, E.B. & H. Milne (1976): Factors affecting laying date in the Common Eider. - Wildfowl 27: 107-109.
- Spurr, E. & H. Milne. (1976): Adaptive significance of autumn pair formation in the Common Eider *Somateria mollissima* (L.). - Orn. Scand. 7: 85-89.
- Staaland, H. (1967): Anatomical and physiological adaptations of the nasal glands in charadriiformes birds. - Comp. Biochem. Physiol. 23: 933-944.
- Stalmaster, M.V. & J.A. Gessaman (1984): Ecological energetics and foraging behaviour of overwintering Bald Eagles. - Ecol. Monogr. 54: 407-428.
- Stephens, D. W. & J. R. Krebs. (1986): Foraging theory. - Princeton University Press, Princeton.
- Stephenson, R. (1993): The contribution of body tissues, respiratory system, and plumage to buoyancy in waterfowl. - Can. J. Zool. 71: 1521-1529.
- Stephenson, R. (1994): Diving energetics in Lesser Scaup (*Aythya affinis*, Eyton). -

- J. Exp. Biol. 190: 155-178.
- Stephenson, R., D.L. Turner & P.J. Butler (1989): The relationship between diving activity and oxygen storage capacity in the Tufted Duck (*Aythya fuligula*). - J. exp. Biol. 141: 265-275.
- Stock, M. & F. Hofeditz. (1994a): Beeinflussen Flugbetrieb und Freizeitaktivitäten das Aktivitätsmuster von Ringelgänsen im Wattenmeer ? - Artenschutzreprot 4/94: 13-19.
- Stock, M. & F. Hofeditz. (1994b): Grenzen der Kompensation: Energiebudgets von Ringelgänsen unter der Wirkung von Störreizen. - In: Stock, M. Auswirkungen von Störreizen auf Ethologie und Ökologie von Vögeln im Wattenmeer. Dissertation, Universität Osnabrück. Shaker Verlag, Aachen.
- Stock, M., H. Düttmann & D. Grote. (1989): Shell dropping by Herring Gull *Larus argentatus*. - Wader Study Group Bulletin 57:26.
- Suter, W. (1982a): Vergleichende Nahrungsökologie von überwinternden Tauchenten (*Bucephala*, *Aythya*) und Bläßhuhn (*Fulica atra*) am Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee). - Orn. Beob. 79: 225-254.
- Suter, W. (1982b): Der Einfluß von Wasservögeln auf Populationen der Wandermuschel (*Dreissena polymorpha*) am Untersee/Hochrhein (Bodensee). - Schweiz. Z. Hydrol. 44: 149-161.
- Sutherland, W. J. & G. A. Parker. (1985): Distribution of unequal competitors. - In: Sibly, R. M. & R. H. Smith. (Hrsg.): Behavioural ecology. Blackwell, Oxford.
- Sutherland, B. J. & B. J. Ens. (1987): The criteria determining the selection of Mussels *Mytilus edulis* by Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. - Behaviour 103: 187-202.
- Svane, I. & M. Ompi. (1993): Patch dynamics in beds of the Blue Mussel *Mytilus edulis* L.: effects of site, patch size, and position within a patch. - Ophelia 37: 187-202.
- Swennen, C. (1976): Populatie-Struktur en Voedsel van de Eidereend *Somateria mollissima moll.* in de Nederlandse Waddenzee. - Ardea 64: 311-371.
- Swennen, C. (1988): Trapping methods used for ringing Eiders in the Netherlands. The Ring 136-137: 73-82.
- Swennen, C. (1991): Ecology and population dynamics of the Common Eider in the Dutch Wadden Sea. - Phd. Thesis. Univ. Groningen.
- Swennen, C. (1995): Population dynamics of the Common Eider in the Dutch Wadden Sea. - Dan. Rev. Game Biol., im Druck.
- Swennen, C., G. Nehls & K. Laursen (1989a): Numbers and distribution of Eiders *Somateria mollissima* in the Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 24: 83-92.
- Swennen, C., M.F. Leopold & C.C.M. de Bruijn (1989b): Time stressed Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, can increase their intake rate. - Anim. Behav. 38: 8-22.

- Swennen, C., J. C.H. Ursem & P. Duiven. (1993): Determinate laying and egg attendance in Common Eiders. - Orn. Scand. 24: 48-52
- Teunissen, W., B. Spaans & R. Drent (1985): Breeding success in Brent Geese in relation to individual feeding opportunities during spring staging in the Wadden Sea. - Ardea 73: 109-119.
- Thiel, M., G. Nehls, S. Bräger & J. Meissner. (1992): The impact of boating on the distribution of seals and moulting ducks in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. - Neth. Inst. Sea Res. Publ. Ser. 20: 221-233.
- Thompson, P. M., M. A. Fedak, B. J. McConnell & K. S. Nicholas. (1989): Seasonal and sex-related variation in the activity patterns of Common Seals (*Phoca vitulina*). J. Appl. Ecol. 26: 521-536.
- Trevelyan, R., P.H. Harvey & M.D. Pagel (1990): Metabolic rates and life histories in birds. - Funct. Ecol. 4: 135-141.
- Vermeij, G. I. (1987): Evolution and escalation; an ecological history of life. - Princeton University Press, Princeton.
- Vogel, S. & L. Koch. (1992): Report on the occurrence of Grey Seals (*Halichoerus grypus*, Fabricius, 1791) in the Schleswig-Holstein Wadden Sea. - Säugetierk. Inf. 2: 449-459.
- Voipio, A. (ed.) (1981): The Baltic Sea. - Elsevier Scientific Publishing Comp., Amsterdam - Oxford - New York; 418 p.
- Walsberg, G. (1988): Solar Heat Gain in Birds: Consequences of Plumage Color, Coat Structure, and Optics. - Proc. XIX Int. Orn Congr. p. 2672-2680
- Wanink, J. H. & L. Zwarts. (1993): Environmental effects on the growth rate of intertidal invertebrates and some implications for foraging waders. - Neth. J. Sea Res. 31: 407-418.
- Wanless, S., M. P. Harris & J. A. Morris. (1988): The effect of radio transmitters on the behavior of Common Murres and Razorbills during chick rearing. - Condor 90: 816-823.
- Weathers, W.W. (1979): Climatic adaptation in avian standard metabolic rate. - Oecologia 42: 81-89.
- Weathers, W.W., W.A. Buttemer, A.M. Hayworth & K.A. Nagy (1984): An evaluation of time-budget estimates of daily energy expenditure in birds. - Auk 101: 459-472.
- Webster, M. W. & W. W. Weather. (1990): Heat produced as a by-product of foraging activity contributes to thermoregulation by Verdins, *Auriparus flaviceps*. - Physiol. Zool. 63: 777-794.
- Weiner, J. (1992): Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: ecological implications. - Trends Ecol. Evol. 7: 384-388.
- Welham, C. V. J. & R. C. Ydenberg. (1993): Efficiency-maximizing flight speeds in parent Black Terns. - Ecology 74: 1893-1901.

- Welham, C.V.J. & R.C. Ydenberg. (1988): Net energy versus efficiency maximizing by foraging Ring-billed Gulls. - Behav. Ecol. Sociobiol. 23: 75-82.
- Wiersma, P. & T. Piersma.(1994): Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of Knots. Condor 96: 257-279.
- Wiersma, P., L. Bruinzeel & T. Piersma. (1993): Energiebesparing bij wadvogels: over de kieren van de Kanoet. - Limosa 66: 41-52.
- Wijnandts, H. (1984): Ecological energetics of the Long-eared Owl (*Asio otus*). - Ardea 72: 1-92.
- Wilkinson, L. (1990): SYSTAT: the system for statistics. - Systat Inc., Evanston, Ill.
- Wilson, R. P. & B. M. Culik. (1991): The cost of a hot meal: Facultative specific dynamic action may ensure temperature homeostasis in post-ingestive endotherms. - Comp. Biochem. Physiol. 100A: 151-154.
- Wilson, R. P., K. Hustler, P. G. Ryan, A. E. Burger & E. C. Nöldecke. (1992): Diving birds in cold water: do Archimedes and Boyle determine energetic costs ? - Am. Nat. 140: 179-200.
- Wilson, R. P., W. S. Grant & D. C. Duffy. (1986): Recording devices on free-ranging marine animals: does measurement affect foraging performance ? - Ecology 67: 1091-1093.
- Wilson, R.P. & M.P. Wilson (1988): Foraging behaviour in four sympatric cormorants. - J. Anim. Ecol. 57: 943-955.
- Woakes, A.J. & P.J. Butler (1983): Swimming and diving in Tufted Ducks, *Aythya fuligula*, with particular reference to heart rate and gas exchange. - J. exp. Biol. 107: 311-329.
- Woakes, A.J. & P.J. Butler. (1986): Respiratory, circulatory and metabolic adjustments during swimming in the Tufted Duck, *Aythya fuligula*. - J. exp. Biol. 120: 215-231.
- Wooley, J.B. jr & R. B. Owen jr. (1978): Energy cost of activity and daily energy expenditure in the Black Duck. - J. Wildl. Mgmt. 42: 739-745.
- Ydenberg, R. & M. Guillemette. (1991): Diving and foraging in the Common Eider. - Orn. Scand. 22: 349-352.
- Ydenberg, R. C., C. V. J. Welham, R. Schmid-Hempel, P. Schmid-Hempel & G. Beauchamp. (1994): Time and energy constraints and the relationships between currencies in foraging theory. - Behav. Ecol. 5: 28-34.
- Zandee, D. I., J. H. Kluytmans, W. Zurburg & H. Pieters. (1980): Seasonal variations in the biochemical composition of *Mytilus edulis* with reference to energy metabolism and gametogenesis. - Neth. J. Sea Res. 14: 1-29.
- Zerba, E. & G. E. Walsberg. (1992): Exercise-generated heat contributes to thermoregulation by Gambel's Quail in the cold. - J. exp. Biol. 171: 409-422.
- Zwarts, L. (1991): Seasonal variation in body weight of the bivalves *Macoma*

balthica, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* and *Cerastoderma edule* in the Dutch Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 28: 231-245.

Zwarts, L. & A. M. Blomert. (1992): Why Knot *Calidris canutus* take medium sized *Macoma balthica* when six prey species are available - Mar. Ecol. Prog. Ser. 83: 113-128.

Zwarts, L. & R.H. Drent. (1981): Prey depletion and the regulation of predator density: Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels *Mytilus edulis*. - in: Jones, P. & W.J. Wolff. Feeding and survival strategies of estuarine organisms. Plenum Press, New York.

Zwarts, L., & S. Dirksen. (1990): Digestive bottleneck limits the increase in food intake of Whimbrels preparing their departure from the Banc d'Arguin, Mauritania, in spring. - Ardea 78: 257-278.

Zwarts, L., J. T. Cayford, J. Hulscher, M. Kersten, P. M. Meire & P. Triplet. (): Size selection within a prey species and intake rate in Oystercatchers. - In: Goss-Custard, J. D. (Hrsg.): The behavioural ecology of the Oystercatcher. Oxford University Press, im Druck.